Univ. of
Toronto
Library

BINDING LIST JUN 1 1927

Beiträge

zur

entwicklungsmechanischen Anatomie der Pflanzen

Von

Prof. Dr. Ernst Küster

Erstes Heft

Über Zonenbildung in kolloidalen Medien

Mit 53 Abbildungen im Text

Jena
Verlag von Gustav Fischer
1913

Über Zonenbildung in kolloidalen Medien

UNIVERSITY OF TORONTO LIBRARY

Von

Dr. Ernst Küster
Professor der Botanik in Bonn

Mit 53 Abbildungen im Text

212543
26:5:27

Jena
Verlag von Gustav Fischer
1913

Germany

UNIVERSITY OF TORONTO LIBRARY

Frau Gertrud Küster

zugeeignet

Digitized by the Internet Archive
in 2026 with funding from
University of Toronto

https://archive.org/details/berzonenbildungi00kste

Vorwort.

Als ich 1908 mit der Publikation LIESEGANGS „über die Schichtungen bei Diffusionen“ bekannt wurde, fiel mir die Aehnlichkeit auf, die zwischen den von LIESEGANG studierten Niederschlagsringen und gewissen Strukturen der vegetabilischen Zellen und Gewebe besteht. Die nähere Prüfung der damit angeregten Fragen führte mich zu der Ueberzeugung, daß das LIESEGANGsche Phänomen eine stattliche Reihe von Prozessen aus der Ontogenie der Pflanzen kausal zu erklären vermag.

Das vorliegende Büchlein wird über die Ergebnisse meiner Untersuchungen in der Weise berichten, daß zunächst die in kolloidalen Medien und in vitro sich bildenden Zonen und hiernach die mit ihnen vergleichbaren pflanzlichen Strukturen beschrieben werden. Hoffentlich gelingt es mir hierbei nicht nur einige neue Beiträge zur „Morphologie der Gele“ zu liefern, sondern auch den entwickelungsmechanisch interessierten Botaniker auf brauchbare neue Erklärungsmöglichkeiten aufmerksam zu machen.

Bei der Beschreibung meiner kolloid-physikalischen Experimente und dem Bericht über die Ergebnisse meiner botanisch-anatomischen Untersuchungen habe ich mich größter Kürze befleißigt, da mir daran lag, in raschem Fluß der Darstellung die Anwendbarkeit der hier vorgetragenen Diffusionstheorie auf eine große Zahl von Fragen darzulegen. Viele zellenphysiologische und pflanzenanatomische Fragen konnten dabei freilich nur angeschnitten werden; auf einige von ihnen werde ich später in ausführlicher Behandlung zurückkommen. Namentlich gilt das für die Frage nach der Anwendbarkeit der Diffusionstheorie auf die an Blüten monokotyler und dikotyler Gewächse sich entwickelnden Zeichnungen, über die ich im vorliegenden Heft daher nur mit wenigen Zeilen berichtet habe.

Bei der Vorbereitung und Ausführung der Arbeiten, über deren Ergebnis ich auf den folgenden Seiten berichten will, bin ich von

vielen Freunden und Kollegen in eifrigster Weise unterstützt worden; allen sage ich meinen wärmsten Dank, besonders Herrn Raph. E. Liesegang in Frankfurt a. M., der nicht müde wurde, mich mündlich und brieflich zu belehren und in meiner Arbeit zu fördern.

Mein Verleger, Herr Dr. G. Fischer, ist bei der Herausgabe des Buches meinen Wünschen in liebenswürdigster Weise entgegengekommen; ich bin ihm dafür sehr zu Dank verpflichtet.

Das vorliegende Heft bildet das erste einer auf wenige Stücke berechneten Reihe von „Beiträgen zur entwickelungsmechanischen Anatomie der Pflanzen".

Bonn, Januar 1913.

E. Küster.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Vorwort VII

Erstes Kapitel.

Aequidistante Zonen.

Entstehung der LIESEGANGschen Zonen in Gelatine 1
Chemisch-physikalische Erklärung ihres Zustandekommens 2
Kapillarversuche 3
Große und kleine Rhythmen 4
Polarität der Zonen 5
Bildung von Zwischenlinien 6
PRINGSHEIM-Phänomen 10
Abstand zwischen den Zonen 11
Kristallisationszonen 12
Selbstdifferenzierung der Chromatplatten 14

* * *

Panaschierte Pflanzenorgane 15
Gestreifte Blätter 18

Zweites Kapitel.

Frakturen, Verwerfungen u. a.

Anastomosen in den LIESEGANGschen Zonen 24
Oberfläche und Glasseite der Gelatine 24
Doppelringsysteme 25
Zickzackketten und ähnliches 26
Spiralen 29
Wirkung der Fremdkörper 31
Wirkung mechanischer Spannungen in der Gelatine 32
Radialstreifung der Diffusionsfelder 33
Kristallisationszonen 35

* * *

Membranverdickungen der Gefäße und Tracheïden 37
Formkatalysatoren 43
Schraubige Zellen und Zellenorgane 44
Gestreifte Blätter 46
Gefächertes Mark 49

Seite
Calciumoxalatkristalle und ihre Verteilung 51
Zonen im Phloëm und Xylem 52
Dickenwachstum der Lianen 57
Pigmentierung des Koniferenholzes 57
Leitbündel in den „Staarsteinen“ 58
Jahresringe 58
Hexenringe der Pilze 61
Zonenbildung an Thallophyten 64

Drittes Kapitel.

Exzentrische Ringsysteme und polyzentrische Diffusionsfelder.

Erzeugung exzentrischer Ringsysteme 65
Entstehung und Form der Verarmungszonen und polyzentrische Diffusionsfelder 66
Kristallisationszonen 70

* * *

Zeichnung der Bohnen 71
Tüpfelgefäße 72
Zellenteilung und Zellennetz 75
Sphärokristalle 77
Stärkekörner 82
Paramylonkörner 82
Zellulose- und Gallertschichten 84
Dickenwachstum der Sprosse und Wurzeln 85
Hexenringe der Pilze 91
Membranskulptur bei Diatomeen 92

Viertes Kapitel.

Zoologische Betrachtungen.

Mikroskopische Befunde 96
Schmetterlinge 97
Schnecken 98
Fische 98
Reptilien 100
Vögel 100
Säugetiere 101

Schlußbetrachtungen 102

Erklärungsmöglichkeiten für das Zustandekommen eines „inneren Rhythmus“ . 103

* * *

Namen- und Sachregister 107

I.

Gießt man auf eine Glasplatte oder in eine Petrischale eine dünne Schicht einer etwa 5—10-proz. Gelatine, die ungefähr 0,1 Proz. Kaliumbichromat enthält, und trägt man nach dem Erstarren der Gelatine auf sie einen nicht allzu knapp bemessenen ($^1/_8$—$^1/_2$ ccm) Tropfen einer starken (ca. 80-proz.) Silbernitratlösung auf, so spielen sich im Verlaufe weniger Stunden in der Gelatineplatte sehr auffallende Erscheinungen ab. Zunächst färbt sich die Gelatine unter dem aufgetragenen Tropfen rotbraun: es ist in ihr reichlich Silberchromat ausgefallen. Das aufgetragene Nitrat verbreitet sich nun durch Diffusion allmählich in der Gelatine; dabei vergrößert sich nicht nur das rostbraune, kreisrunde Niederschlagsfeld, sondern es bildet sehr bald einen trüben, weißlichen Saum, der immer weiter sich vorwärts schiebt, je weiter das Nitrat in der Gelatine sich verbreitet und je mehr das rotbraune Binnenfeld der Silberchromatniederschläge an Ausdehnung gewinnt. Dieses erscheint in der unmittelbarsten Nähe des aufgetragenen Silbernitrattropfens gleichmäßig gefärbt; in einigen Millimetern Abstand von ihm (meist 5—10 mm) wird aber auch für das unbewaffnete Auge eine ringförmige Ablagerung der Silberchromatpartikel deutlich erkennbar. Diese Ringe sind schmal und liegen zunächst noch nahe aneinander; je weiter wir uns aber im Diffusionsfeld von dessen Zentrum entfernen, desto größer wird der Abstand der Ringe voneinander. Je nach der Menge und der Konzentration der im Versuche verwendeten Chromatgelatine und der Nitratlösung sehen wir allmählich Ringsysteme von wechselnder Ausdehnung sich entwickeln; von ihrem Habitus soll Fig. 1 eine Vorstellung geben. —

Die geschilderten Zonenbildungen hat Liesegang zuerst 1896 beschrieben[1]; wir wollen sie von jetzt ab kurzweg als Liesegangsche Ringe oder Zonen bezeichnen. Obwohl sich seitdem außer ihrem Ent-

1) Vgl. namentlich Liesegang, Raph. Ed., Ueber einige Eigenschaften von Gallerten (Naturwiss. Wochenschr., 1896, **11**, 353); Chemische Reaktionen und Gallerten, Düsseldorf 1898; Ueber die Schichtungen bei Diffusionen, Leipzig 1907; Schichtungen (Naturwiss. Wochenschr., 1910, N. F. **9**, 641); von zahlreichen anderen Arbeiten des Autors wird später die Rede sein.

decker zahlreiche andere Forscher mit ihnen beschäftigt und auch um die physikalische Erklärung des Phänomens bemüht haben[1]), liegt bisher noch keine allgemein anerkannte Deutung für dieses vor. Wir begnügen uns hier mit dem Hinweis auf die von WILH. OSTWALD gegebene Erklärung[2]), die die Entstehung der Ringe auf das Verhalten übersättigter Lösungen zurückführt: bei diesen unterscheidet OSTWALD zwischen metastabilen, d. h. solchen, welche bei Ausschluß von Keimen sich anscheinend unbegrenzt lange aufbewahren lassen, ohne

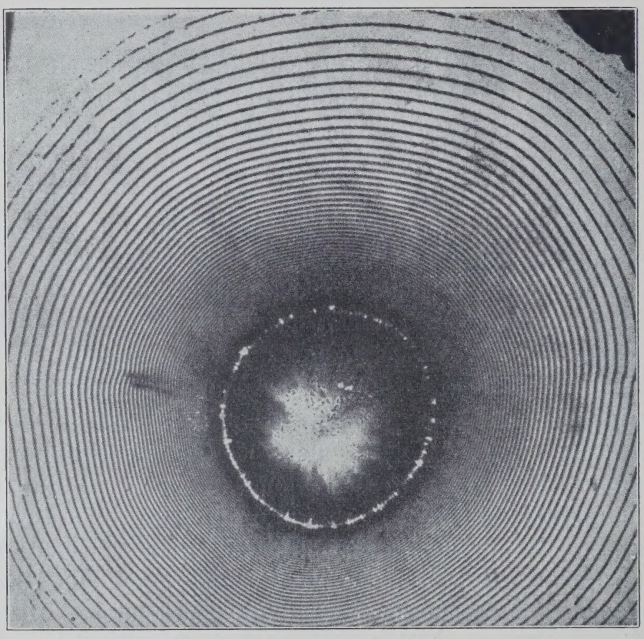

Fig. 1. LIESEGANGsche Ringe. (Silbernitrat auf Kaliumbichromatgelatine.) Nach LIESEGANG.

freiwillig die feste Phase zu bilden — und labilen, die unter gleichen Umständen schon nach kurzer Zeit die feste Phase liefern. „Metastabile Lösungen zeigen den labilen aus den gleichen Stoffen gegenüber immer die kleinere Konzentration. Durch Vermehrung der Konzentration geht also eine metastabile Lösung in den labilen Zustand über. Die Konzentration, bei welcher der Uebergang erfolgt, heißt die metastabile Grenze.“ Verfährt man mit einer Kaliumbichromatgelatine so wie oben beschrieben, so bildet sich in der Nähe des aufgetragenen Silbernitrattropfens sehr bald eine mit Silberchromat übersättigte Lösung in der Gallerte; „der Niederschlag erfolgt aber nicht sofort, sondern erst, nach-

1) Die chemisch-physikalische Literatur findet sich z. B. in OSTWALD, Wo. Grundriß der Kolloidchemie, zusammengestellt.

2) OSTWALD, WILH., Lehrbuch d. allgem. Chemie, 2. Aufl., 1899, **2**, 778.

dem die stabile Grenze überschritten ist. Dies geschieht natürlich gleichzeitig in einem Kreise, der mit dem Tropfenkreise konzentrisch ist. Um den entstandenen Niederschlag lagert sich das Silberchromat, in bezug auf welches die Umgebung des Ringes übersättigt ist und verstärkt ihn; dies dauert so lange, bis das lösliche Chromat aus der Nähe entfernt, in den Niederschlag gegangen ist. Alsdann wandert das Silbersalz über den Ring hinaus, übersättigt ein neues, ferner liegendes, kreisförmiges Gebiet, und der gleiche Vorgang wiederholt sich. Da die Silberlösung beim Weiterdiffundieren immer verdünnter wird, so wird die kritische Konzentration, bei welcher die Ausscheidung beginnt, immer später erreicht, und der neue Ring entsteht erst in einem weiteren Abstande, als der zwischen seinen Vorgängern betrug."

Ostwalds Erklärung ist keineswegs unangefochten geblieben[1]); andererseits ist aber auch — wie mir scheinen will — eine endgültige Widerlegung seiner Auffassung bisher nicht gegeben worden. Wir dürfen es unterlassen, das pro und contra hier zu erörtern, da es uns lediglich darauf ankommt, die in den Gallertplatten entstehenden Formen zu beschreiben und zum Zwecke der kausalen Erklärung der an Organismen wahrnehmbaren Strukturen jene mit diesen nachher zu vergleichen. —

Es ist für das Auftreten der Liesegangschen Zonen und für ihre Beobachtung von ganz untergeordneter Bedeutung, in welche Form wir die Chromatgelatine bringen, bevor wir sie von der Silberlösung durchströmen lassen. Sehr handlich läßt sich der Versuch in der Weise wiederholen, daß man eine mit Chromatgelatine erfüllte Röhre nach dem Erstarren in die Silbernitratlösung stellt. Da es mir darauf ankam, die Niederschlagsbildungen auch mikroskopisch untersuchen zu können, bediente ich mich feiner Kapillaren von 4—8 cm Länge; sie wurden mit Kaliumbichromatgelatine injiziert, nach dem Erstarren in die Nitratlösung getaucht und später unter dem Deckglas untersucht[2]).

Untersucht man die Röhren nach 20—24 Stunden, so nimmt man schon makroskopisch die dunklen Silberchromatzonen wahr, die wie schmale dunkle Bänder, in anderen Fällen wie breite Stöpsel in der hellen Gelatinemasse liegen. Sehr kompliziert ist das Bild, das sich unter dem Mikroskop erkennen läßt. Am untersten Ende des Röhrchens findet sich zunächst eine ungebänderte Region, in welcher die Gelatine durch die starke Silbernitratlösung zerstört worden ist; die Länge dieser Region wechselt und hängt namentlich von der Höhe der Nitratlösungsschicht ab, in welche das Röhrchen taucht. Weiter nach

1) Vgl. besonders Liesegang, Beiträge zu einer Kolloidchemie des Lebens, 1909, 49 ff.; Hatschek, E., Zur Theorie der Liesegangschen Schichtungen (Zeitschr. f. Chemie u. Industr. d. Koll., 1912, **10**, 124).

2) Die Röhren- und Kapillarenmethode hat auch anderen Autoren bereits gute Dienste getan; außer Liesegang vergl. z. B. auch Morse und Pierce, Diffusion und Uebersättigung in Gelatine (Zeitschr. f. phys. Ch., 1903, **45**, 589)-

oben folgen außerordentlich komplizierte Strukturbilder. Vor allem fällt auf, daß außer den „großen“ Rhythmen, in welchen die Bildung und Anhäufung des Silberchromatniederschlags erfolgt, noch „kleine“ Rhythmen sich abspielen, die der Gelatine eine zarte Querstreifung erteilen. Durch Parallelversuche mit Silbernitratlösung und kaliumbichromatfreier Gelatine läßt sich leicht zeigen, daß die Zonen der zweiten Art unabhängig von dem Chromat zustande kommen und offenbar auf Verunreinigungen der Gelatine [Phosphate, Karbonate[1])] zurückzuführen sind; der farblose Niederschlag, den wir sie in den Kapillaren mit dem Silbernitrat zonenförmig bilden sehen, ist derselbe, der uns vorhin bei Betrachtung einer Gallertplatte als heller Saum am Rande des Diffusionsareals erschien[2]). Die Zonen des kleinen Rhythmus sind nun auf die Verteilung des Silberchromatniederschlages keineswegs ohne Einfluß; da die komplizierten Bilder, die sie zustande bringen, für unsere späteren biologischen Betrachtungen von Wichtigkeit sind, werden sie eingehend beschrieben werden müssen.

Studium und Beschreibung der feineren Strukturen werden dadurch erschwert, daß sie innerhalb weiter Grenzen variieren können; nicht nur die Gelatinefabrikate verschiedener Firmen geben verschiedenartige Bilder, sondern auch bei der nämlichen Gelatinesorte können je nach den Versuchsbedingungen und der Vorbehandlung, die man die Gelatine hat durchmachen lassen, allerhand Varianten auftreten, deren kausale Erforschung unzweifelhaft mit vielen beachtenswerten, den Chemiker und Physiker interessierenden Einzelheiten bekannt machen würde[3]). Ich habe die überwiegende Mehrzahl meiner Versuche mit dem Fabrikat der Deutschen Gelatinefabriken in Höchst a. M.[4]) angestellt, beginne meine Schilderungen aber mit den Strukturbildern, die ich bei Verwendung einer Gelatine (unbekannter Provenienz) zu Gesichte bekam, weil eben bei ihr die kompliziertesten Verhältnisse beobachtet wurden[5]).

In dem untersten Teil der Röhre erscheint ihr Inhalt regelmäßig gestreift (Region I): es wechseln ständig eine breite niederschlagreiche Zone mit einem schmalen niederschlagarmen oder -freien Streifen („kleiner“ Rhythmus); dieser erscheint unter dem Mikroskop farblos, die anderen gelb, braunviolett oder dunkel tintenfarbig, je

1) Morse und Pierce a. a. O., 1903. Bei Verwendung von Gelatine, die auf elektrolytischem Wege gereinigt ist, bleiben die zarten Niederschlagstreifen aus.

2) Ueber andere ähnliche Saumbildungen vgl. Liesegang a. a. O., 1907, 33.

3) Beiträge zu dieser Frage, keineswegs eine erschöpfende Behandlung, z. B. bei Liesegang a. a. O., 1907.

4) „Gelatine Heinrichs für Emulsionen“.

5) Meine Versuche, mit anderen Gelatinen dieselben Bilder zu bekommen, waren bisher resultatlos. Ich schließe daraus, daß die bei jenen Versuchsreihen erzielten Erfolge von der Qualität der Gelatine (vermutlich ihren Verunreinigungen), nicht von den gerade vorliegenden Versuchsbedingungen abhängig waren.

nach ihrem Gehalt an Silberchromat und nach seiner Qualität[1]), welche sich rhythmisch verändern: im unteren Teil der Kapillaren zeigt immer jeder (ungefähr) 10. Niederschlagstreifen besonders intensive Färbung, so daß immer auf eine Gruppe mehrerer relativ heller Niederschlagstreifen je ein dunkler folgt. Die Möglichkeit, daß das in den feinen Streifen deponierte Silbersalz in Silberchromat verwandelt werde und eine Pseudomorphose zur Bildung der charakteristisch geformten Chromatniederschlagsgruppe führt, hat LIESEGANG[2]) bereits erwogen. Der Wechsel zwischen chromatfreien (oder chromatarmen) hellen Zonen mit chromatreichen dunklen bringt den „großen" Rhythmus zustande, von dem schon vorhin bei Besprechung des makroskopisch Sichtbaren die Rede war. Hierzu kommt noch eine Polarität in der Ausbildung der Gruppen, d. h. jede einzelne von ihnen hat oben andere Qualitäten als unten: verfolgt man die Aenderung der Farbentöne von der Mündung der Kapillaren nach oben hin, so sieht man die Tönung in den Niederschlagstreifen des kleinen Rhythmus nach der Stelle intensivster Färbung hin schnell an Tiefe gewinnen, aber jenseits dieses Gipfelpunktes langsam verlieren.

Je weiter wir die Zonen nach oben verfolgen, desto größer sehen wir sie werden, sowohl die des kleinen, als auch die des großen Rhythmus. Die Länge der großen Zonen wächst aber schneller als die der kleinen, so daß die großen allmählich je 11, 12, 13 oder noch mehr kleine Zonen in sich fassen. Außerdem machen sich qualitative Veränderungen an den Zonenstreifen erkennbar, und zwar zunächst an denen des kleinen Rhythmus: die bisher sehr scharfen Grenzen der Niederschlagstreifen verlieren ihre Deutlichkeit, und es macht sich nun auch im Bau der einzelnen Streifen insofern eine deutliche Polarität geltend, als namentlich die apikalen, d. h. die dem Silbernitratstrom abgewandten Ränder unscharf werden. Der farblose Lichtstreifen, der zwischen je zwei Niederschlagstreifen liegt, gewinnt mehr und mehr an Breite (Region II). Die dunklen Bänder, die durch Anhäufung des Silberchromats zustande kommen, werden hier und in den folgenden Regionen ansehnlich breit und umfassen zwei, drei und noch mehr Streifen des kleinen Rhythmus.

Noch weiter oben erfahren die bisher farblosen niederschlagfreien Streifen eine weitere Veränderung, indem sich in ihrer Mitte

---

1) LIESEGANG hat darauf hingewiesen, daß es einer sehr abkürzenden Bezeichnungsweise gleichkommt, wenn man die ringbildende Silberverbindung schlechthin als Silberchromat anspricht (a. a. O., 1907, 10): „dieser Körper ist nicht allein in verschiedenen Platten, sondern auch an verschiedenen Stellen der gleichen Platte sehr verschieden: hellgelb bis orange, rot bis schwarz. Er kommt gelöst vor und in dem allmählichen Uebergange vom kolloidalen zum groben amorphen oder kristallinischen. Einmal lagert er sich ungeschichtet ab, dann in feinen scharf begrenzten Linien" usw

2) LIESEGANG a. a. O., 1898 und 1907.

eine ganz schmale Niederschlaglinie bildet. Diese Erscheinung tritt zunächst nur an denjenigen Stellen ein, an welchen das Einsetzen des großen Rhythmus durch Häufung des Silberchromats sich bemerkbar macht und die Niederschlagstreifen des kleinen Rhythmus also besonders dunkel gefärbt sind. Diese „Zwischenlinien“ sind zuerst als kaum wahrnehmbare Schattenstriche eingetragen, werden aber weiter oben in der Kapillare immer deutlicher (Region III) und treten schließlich — noch weiter oben — auch in größerem Abstande von den Stellen stärkster Silberchromatanhäufung zwischen je zwei Niederschlagstreifen auf (ähnliches zeigt Fig. 2 a); auch hierbei macht sich eine deutliche Polarität geltend, da diejenigen Partien, welche unmittelbar basalwärts unter den dunkelsten Stellen liegen, am längsten frei von den neu hinzutretenden Zwischenlinien[1]) bleiben oder diese nur besonders schwach entwickelt zeigen (Region IV).

Die nächste Veränderung besteht darin, daß die Niederschlagstreifen ganz allgemein jetzt heller, d. h. substanzärmer werden, besonders deutlich ist diese Aenderung an den dunkeln Stellen des großen Rhythmus zu erkennen. Auch wird die Zahl der Niederschlagstreifen, welche jene umfassen (vgl. das über Region II Gesagte), geringer und kann bis auf eins sinken. Die von uns als Zwischenlinien bezeichneten Niederschlagszonen werden also immer auffälliger und sind jetzt (Region V) an den hellen Stellen des großen Rhythmus viel deutlicher ausgeprägt als die mit ihnen wechselnden breiten Niederschlagstreifen. — Während in Region I die Breite einer Zone des kleinen Rhythmus etwa 28 μ betrug, beträgt sie in Region V ungefähr 68 μ.

In der folgenden Region gewinnen die Zwischenlinien immer mehr an Bedeutung für das Gesamtbild: sowohl an den hellen, wie an den dunklen Teilen der großen Rhythmen bildet sich über jeder Zwischenlinie eine zweite aus. Daß die neu hinzukommende tatsächlich über dem bereits in Region V vorhandenen Niederschlagstreifen liegt, ist daraus zu erschließen, daß die neu hinzukommende zuerst unvollkommen sich ausbildet und erst später als zusammenhängende Schicht von der Größe des Kapillarlumens erscheint; auch bestätigt diese Auffassung der Abstand der einzelnen Linien voneinander. Zu der zweiten Linie kommt sehr bald eine dritte, später noch eine vierte, so daß die bisher beobachteten Zonen des kleinen Rhythmus ganz schwinden, und von nun ab der ganze Inhalt der Kapillaren eine überaus feine Streifung annimmt (Region VI): der Abstand dieser neuen Streifen voneinander beträgt je 14—15 μ, ist also noch geringer als der in Region I ge-

1) „Zwischenlinien“, die sich chemisch, morphologisch und entwicklungsgeschichtlich ganz anders als die hier beschriebenen verhalten, beobachtete Liesegang (a. a. O., 1907, 44, Fig. 16) nach Auftragen von Silbernitrat auf fertige, ausgewaschene Gelatineringsysteme: zwischen den bereits vorhandenen Chromatringen bildeten sich zuweilen neue aus.

messene. Die großen Rhythmen bleiben aber auch in dieser fein schraffierten Zone erhalten, indem an manchen Stellen die engen Linien besonders dunkel erscheinen.

Die fein gestreifte Region VI nimmt dann ihr Ende; es folgen eine kurze strukturlose Region VII [1]) und schließlich eine letzte Region VIII, in der wir ein ganz ähnliches Bild wiederkehren sehen, wie es vorhin für Region V zu schildern war: relativ breite Streifen von wechselnder Tönung und zwischen ihnen je eine zarte Schattenlinie.

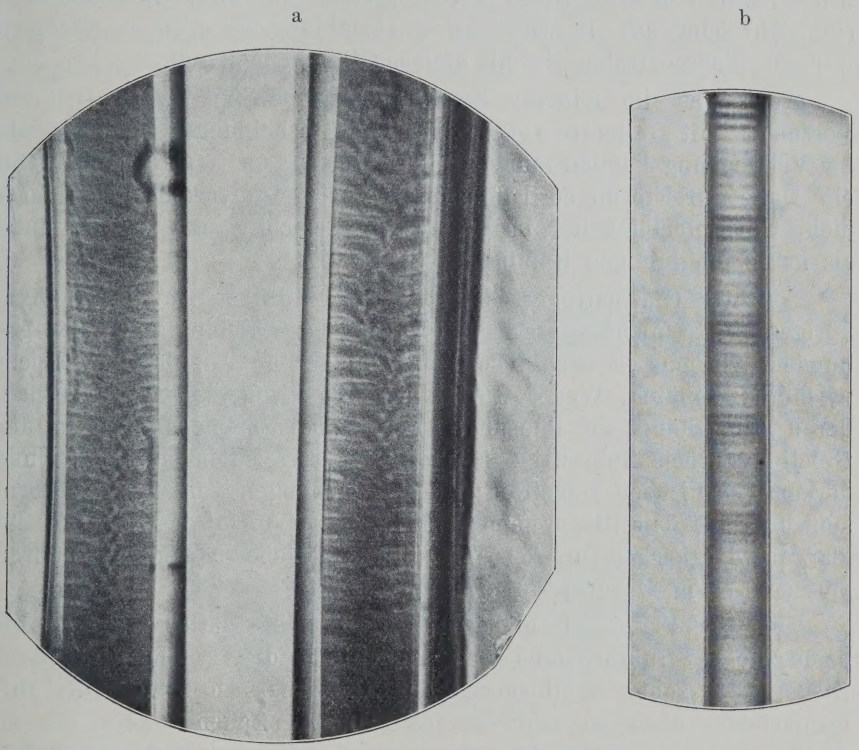

Fig. 2. Niederschlagszonen des großen und des kleinen Rhythmus in Kapillaren. a Ausbildung von „Zwischenlinien", deutliche Polarität; b nicht polarisierte Ausbildung.

Ich glaubte diese Strukturbilder, die ich bei Verwendung der betreffenden Gelatine in meinen Glaskapillaren stets in gleicher oder doch sehr ähnlicher Weise auftreten sah, ausführlich schildern zu sollen, weil mir für den Biologen diese weitgehende Kompliziertheit, die verschiedenartigen Aeußerungen der „Polarität" und die ungewöhnliche Mannigfaltigkeit der Bilder, die in letzter Instanz doch wohl ausschließlich auf Konzentrationsunterschiede kausal zurückzuführen sein wird, von großem Interesse zu sein scheint. —

1) Strukturlos ist diese Gelatinezone natürlich nur in dem Sinne, daß die Niederschlagspartikel in ihr keine gesetzmäßige Anordnung erkennen lassen.

Bei der überwiegenden Mehrzahl meiner sehr zahlreichen, mit Kapillaren angestellten Diffusionsversuche entstanden erheblich einfachere Bilder. Die oben für Region VI beschriebene Zonenbildung fand ich bei anderen Gelatinearten unter den von mir gewählten Versuchsbedingungen bisher niemals wieder. Die „Zwischenlinien" fanden sich auch bei anderen Versuchserien oft (vgl. Fig. 2a), wenn auch in bescheidener Ausbildung, in anderen fehlten sie völlig; auch die Erscheinungen der Polarität, auf die an verschiedenen Stellen hingewiesen wurde, waren in sehr vielen Versuchsreihen gar nicht wahrzunehmen (Fig. 2b) oder nur in schwächerer Ausbildung als oben zu schildern war; in anderen traten sie mit gleicher Deutlichkeit auf. —

Auch was die feineren Strukturdetails betrifft, lassen sich bei Versuchen mit Gallertplatten dieselben Erscheinungen studieren wie bei Verwendung kapillardünner Gallertzylinder; nur treten dann, wenn ein weites kreisförmiges Diffusionsareal sich entwickeln kann, noch mehr Unregelmäßigkeiten im Verlauf der Schichten und Zonen zutage als in der englumigen Kapillare.

Auf der Glasplatte erscheinen die den großen Rhythmen angehörigen Ringe nicht so fest an die Ringe der kleinen Rhythmen gebunden, wie man es nach den Beobachtungen an Kapillaren vielleicht vermuten könnte. Weder die Silberchromatringe, noch die Ringe, deren Entstehung auf Phosphat- und Karbonatbeimengungen in der Gelatine zurückzuführen ist (s. oben), sind Kreise im strengen Sinne der mathematischen Definition; die Abweichungen von der Kreisform sind aber bei den Ringsystemen beiderlei Art nicht dieselben; es ist klar, daß dergleichen Differenzen zu allerhand Ueberschneidungen führen müssen[1]). Fig. 3 veranschaulicht diese.

Dieselbe Figur soll gleichzeitig einige bei Plattenversuchen oft beobachtete Strukturdetails und namentlich die Polarität gewisser Niederschlagszonen deutlich machen. Die innersten Bezirke der Diffusionsfelder bestehen sehr oft aus schmalen Zonenbändern, die an das für Region I vorhin Gesagte erinnern. Dann weiter nach außen sehen wir die hellen Bänder zwischen je zwei dunklen Niederschlagszonen breiter, ihre Grenzen minder scharf werden. Noch weiter nach außen bekommen die hellen Bänder je einen sehr feinen dunklen Niederschlagstreifen, so daß immer ein breiter, sehr kräftiger und ein schmaler, sehr viel substanzärmerer Niederschlagstreifen miteinander wechseln (vgl. Fig. 3). Diese Quantitätsverteilung ändert sich, wenn wir noch etwa um 5—10 kleine Rhythmenstreifen weiter nach außen gehen. Der breite Streifen wird immer lichter, der schmale immer dunkler. Nunmehr ist auch eine Polarität deutlich erkennbar; denn die schmalen Niederschlagzonen sind durch einen breiten, sehr hellen, d. h. fast völlig niederschlag-

1) Vgl. auch Morse und Pierce a. a. O., 1903.

freien Lichtstreifen von dem nach außen folgenden breiten Schattenstreifen getrennt, während von dem nächst inneren sie eine schmale, nur undeutlich sich abhebende Lichtzone trennt. Es folgen hier also aufeinander von innen nach außen:

schmale kräftige Schattenzone (a),
breite deutliche Lichtzone (b),
breite schwache Schattenzone (c),
schmale undeutliche Lichtzone (d),
schmale kräftige Schattenzone (a) usw.

Diese Polarität bleibt auch in den weiter nach außen folgenden Ringzonen, in welchen die Schattenzone c immer blasser wird; sie

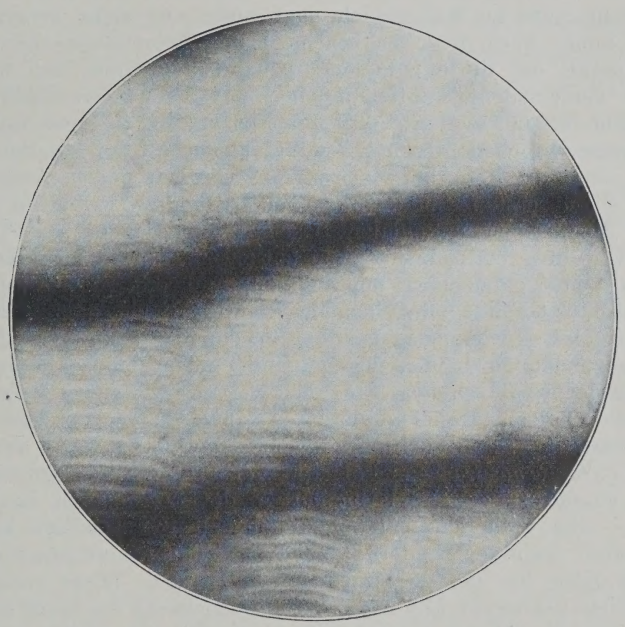

Fig. 3. Niederschlagszonen der großen und kleinen Rhythmen mit starken Ueberschneidungen; deutliche Polarisation in der Struktur der kleinen Rhythmen.

verschwindet schließlich ganz, und an eben diesen Stellen tritt neben der Zone a, und zwar außerhalb von ihr eine neue, sehr schmale und ganz schwache Schattenlinie auf, so daß nunmehr alle kleinen Rhythmen aus einer Doppelschattenlinie und einem breiten, sehr niederschlagarmen Lichtfeld bestehen. Polarisiert sind, wie aus dem Gesagten hervorgeht, auch diese Abschnitte des Diffusionsfeldes.

Auf andere Eigentümlichkeiten der in Fig. 3 dargestellten Strukturen wird später zurückzukommen sein. —

Von den Faktoren, deren Wirkung polar gebaute Niederschlagszonen zustande kommen lassen kann, vermag uns das von Pringsheim 1895 be-

schriebene Niederschlagsphänomen eine Vorstellung zu geben [1]). Läßt man in einen Gelatinezylinder von beiden Enden her zwei verschiedene Substanzen wie etwa Chlornatrium und Silbernitrat hineindiffundieren, so entsteht, sobald sich beide Reaktionskomponenten in der Röhre treffen, eine Niederschlagsmembran. Das weitere Wachstum dieser Membran erfolgt nun in der Art, daß die Anlagerung auf der Seite erfolgt, an welcher die Lösung mit geringerem osmotischen Druck sich befindet. Die Membran verhält sich also nach den beiden Polen des ganzen Systems hin verschieden. Unsere Beobachtungen an Chromatgelatineplatten sind den Pringsheimschen insofern vergleichbar, als auch bei jenen es sich um dasselbe Gegeneinanderwandern der beiden Reaktionskomponenten handelt: vom Zentrum nach der Peripherie wandert das Silbernitrat; in zentripetaler Richtung bewegt sich das Kaliumbichromat, das aus den bichromatreichen äußeren Teilen nach den inneren wandert, die nach Invasion des Nitrats und der Entstehung des Silberchromats an Kaliumbichromat mehr und mehr verarmen. Vermutlich kommen auch die oben beschriebenen Polaritätserscheinungen dadurch zustande, daß die entstandenen Niederschlagszonen den wandernden Molekülen verschiedener Stoffe ungleichen Diffusionswiderstand entgegenstellen. Von einer Membran darf man in unseren Fällen wohl nur bedingungsweise sprechen; soweit die mikroskopische Kontrolle bei geeigneter Versuchsanstellung, z. B. bei Verwendung von Kapillaren, Aufschluß gibt, kann man die untersten Niederschlagstreifen (Region I) wohl als zusammenhängende Membranen kolloidaler Beschaffenheit ansprechen [2]); je mehr wir uns von dem Diffusionszentrum entfernen, um so lockerer wird das Gefüge in den Niederschlagsanhäufungen, und das Mikroskop läßt uns kein kohärentes Gebilde mehr, sondern nur eine mehr oder minder dichte Platte einzelner Niederschlagspartikel erkennen; doch wird die Ansicht zulässig sein, daß die beiden gegeneinander strömenden Flüssigkeiten die Interstitien der Niederschlagsplatte, auch wenn sie weit über Molekulargröße hinausgehen, ungleich schnell passieren, ja daß vielleicht auch hier kolloidales Silberchromat die festen Partikel zu einer kohärenten Platte verbindet. —

Sehr stark ausgesprochene Polarität der großen Silberchromatrhythmen wird an eingetrockneten Gelatineplatten dem Beschauer zuweilen vorgetäuscht. Die Silberchromatringe sind selbstverständlich keine zweidimensionalen Gebilde, sondern stellen sehr flache, leistenartige Streifen dar, deren Höhe der der Gelatinemasse entspricht. Diese Streifen stehen aber oft nicht senkrecht auf der unteren Grenzfläche der Gelatine, sondern treffen, wie man sich bei Verwendung dicker Gelatineschichten leicht überzeugen kann, schiefwinklig auf diese, derart, daß auf der unteren Grenzfläche der Gelatine der Niederschlagsring dem Zentrum der Versuchsschale ein wenig näher liegt als an der oberen. Qualitative Unterschiede in der Beschaffenheit des Niederschlagsringes zwischen seinem oberen und unteren Teil sind oft erkennbar [3]). Trocknet nun eine Gelatineplatte ein, und legt sich der ganze Niederschlagsring in eine Ebene, so glaubt man an derartigen Dauerpräparaten leicht einen Unterschied zwischen dem inneren und äußeren Rand eines jeden Niederschlagringes zu erkennen,

1) Pringsheim, N., Ueber chemische Niederschläge in Gallerte (Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, 28, 1). Vgl. auch Liesegang, Beiträge zu einer Kolloidchemie des Lebens, 1909, 1 ff.

2) Vgl. auch Liesegang a. a. O., 1907, 41. — Ueber die Verdrängung der Gelatine durch ansehnliche dicke Niederschlagsmassen, vgl. Pringsheim a. a. O.

3) Vgl. Kapitel II.

der in Wirklichkeit nur einem Unterschied zwischen seinem oberen und unteren Teil entspricht, vielleicht auch erst beim Eintrocknen der Gallerte zustande gekommen ist. — Auf dieselbe Weise ist auch die an Dauerpräparaten auffällig wechselnde Breite der Ringe zu erklären.

Der Abstand zwischen den einzelnen Zonen wird immer größer, je weiter wir uns vom Diffusionszentrum entfernen. Diese Größenzunahme ist bei den Zonenbildungen des kleinen Rhythmus eine sehr regelmäßige; die schmalsten deutlich wahrnehmbaren, die ich bisher beobachtete, waren etwa 25 μ breit, die breitesten, die ich an der Peripherie stattlicher, auf Platten entwickelter Ringsysteme fand, maßen über 450 μ, waren also mit unbewaffnetem Auge ohne weiteres leicht zu erkennen.

Bei den Zonen des großen Rhythmus wird die Progression in der Zunahme des Abstandes oft von beträchtlichen Störungen unterbrochen. Sehr zahlreiche Kapillaren, wie die in Fig. 2 abgebildete, habe ich auf die Abstände der Zonen des großen Rhythmus hin untersucht und gebe für ein beliebig ausgewähltes Beispiel hier die gefundenen Zahlenwerte an.

Die Kapillare enthielt 43 deutlich erkennbare Silberchromatschichten: die nachfolgenden Zahlen geben die Abstände zwischen diesen an; der Uebersichtlichkeit wegen wurden die Zahlen „gekürzt“ und sind ungefähr mit 17 zu „erweitern“, wenn man nicht nur das Verhältnis der Abstände, sondern den Betrag der letzteren in μ ausgedrückt zu wissen wünscht.

18	20	21	26	31
19	21	*22*	26	31
18	20	*24*	26	32
20	22	22	28	32
20	**22**	23	**29**	33
19	**20**	23	**26**	*33*
20	20	24	28	*36*
20	22	25	30	
20	21	25	32	

Die Abstände sind gemessen von der Mitte der einen Niederschlagszone bis zur Mitte der nächsten. Da die Mitte sich bei der Unsicherheit der Grenzen der Niederschlagszonen nur schätzungsweise bestimmen läßt, können die angeführten Zahlen natürlich keinen Anspruch auf unbedingte Genauigkeit machen.

An den durch den Druck besonders hervorgehobenen Stellen geht der annähernd regelmäßig wachsende Abstand zwischen je zwei Zonen plötzlich wieder stark zurück oder vergrößert sich mehr, als wir zu erwarten Veranlassung haben. Fast jede Kapillare liefert ähnliche Beispiele für derartige Arrhythmien; auch ist der Fall, daß eine Niederschlagszone gleichsam übersprungen und nur durch spärliche Chromatpartikelgruppen angedeutet erscheint, recht häufig.

Ich hielt es nicht für überflüssig, auf diese Anomalien besonders hinzuweisen, da aus ihnen der Biologe ersieht, daß selbst bei so relativ einfacher Konstellation der Bedingungen, wie sie in den Kapillarver-

suchen verwirklicht ist, Ungleichmäßigkeiten in der Schichtenbildung auftreten können, die wir nach Ostwalds Erklärungsversuch wohl als den Ausdruck irgendwelcher Störungen in der regelmäßigen Konzentrationsabnahme seitens einer der beiden Reaktionskomponenten zu betrachten haben werden. —

Wenn wir uns im vorangehenden ständig auf die Schilderung der Erscheinungen beschränkten, die bei einer Kombination von Kaliumbichromat mit Silbernitrat sich abspielen, so geschah es nicht deswegen, weil mit Stoffen anderer Art die uns interessierenden Zonen nicht entstünden; diese entstehen vielmehr bei Verwendung der verschiedenartigsten Komponenten[1]). Sie entstehen überdies nicht nur dann, wenn in einer Gallerte zwei Körper, die miteinander unlösliche Verbindungen geben, zusammenkommen, sondern auch beim Auskristallisieren von Stoffen, die in Gelatinegallerte gelöst waren. Man kann mit Hilfe der letzteren die in ihr gelösten Stoffe beim Eintrocknen der Gallerte in Zonen auskristallisieren sehen, die an Schärfe den auf Kaliumbichromatgelatine erzeugten nichts nachgeben. Liesegang, der auf diese Erscheinung hingewiesen hat, verfuhr in der Weise, daß er erstarrte 10-proz. Gelatine mit einer 10-proz. Trinatriumphosphatlösung bestrich und leicht eintrocknen ließ: „die Kristallisation in dem befeuchteten Bezirk erfolgt in scharf gesonderten Absätzen parallel zu den Trocknungsgrenzen, und es sind meist etwa 15 Linien pro Zentimeter zu sehen“ [2]).

Ich habe den Liesegangschen Versuch mit Natriumphosphat auf verschiedene Weise modifiziert und zumeist derart gearbeitet, daß ich 5-proz. (ungereinigte) Gelatine[3]) auf eine Glasplatte ausgoß und nach dem Gelatinieren auf die Oberfläche Tropfen einer 10-proz. Lösung des Phosphats auftrug. Dann ließ ich die Gelatine eintrocknen. Hierbei läßt das Natriumphosphat in der Gallerte die verschiedensten Formen von Kristallaggregaten entstehen, vor allem auch bänderartige Kristall*schichtungen* verschiedener Art.

Ob und inwieweit die sehr feinen parallelstreifigen Zonenbildungen, die am Rande der Diffusionsfelder sichtbar werden, und deren Intervallabstand 4—5 μ, zuweilen noch weniger beträgt[4]), mit den Liese-

1) Vgl. z. B. Liesegang a. a. O., Morse und Pierce a. a. O.

2) Liesegang, R. E., Trocknungserscheinungen bei Gelen (Gedenkboek — van Bemmelen, 1910, 33).

3) Material wie oben angegeben (p. 4).

4) Diese Systeme werden an manchen Stellen von noch feineren Streifungen, die etwas wellig verlaufen (Zonenintervall 1,5—2 μ), senkrecht durchkreuzt und sind meines Erachtens nichts anderes als Fältelungen, die die Oberfläche erfahren hat. Ich habe derartige feine Streifungen, deren Regelmäßigkeit der eines Mikrometers gleichkommen kann, bei Verwendung zahlreicher kristalloider Stoffe erhalten. Einer Abbildung Leducs (Das Leben in seinem physikalisch-chemischen Zusammenhange, Halle 1912. 94. Fig. 16) scheinen ähnliche Strukturen zugrunde gelegen zu haben.

GANGschen Chromatschichten verglichen werden können, soll hier nicht untersucht werden. Um so einleuchtender ist die Uebereinstimmung zwischen diesen und den relativ breiten Kristallschichtungen, die sich in größerer Nähe der Diffusionszentren — nicht immer, aber doch oft — ausbilden. Von diesen Ringen zeigt Fig. 4a ein Stück; ihre Intervalle betragen ungefähr 80—400 μ an den Stellen, an welchen die Zonen wohlausgebildet sind, schwanken also innerhalb weiter Grenzen; die Zonen zeigen hinsichtlich ihrer Breite (bzw. ihres Abstandes) sehr viel beträchtlichere Schwankungen als die Silberchromatzonen.

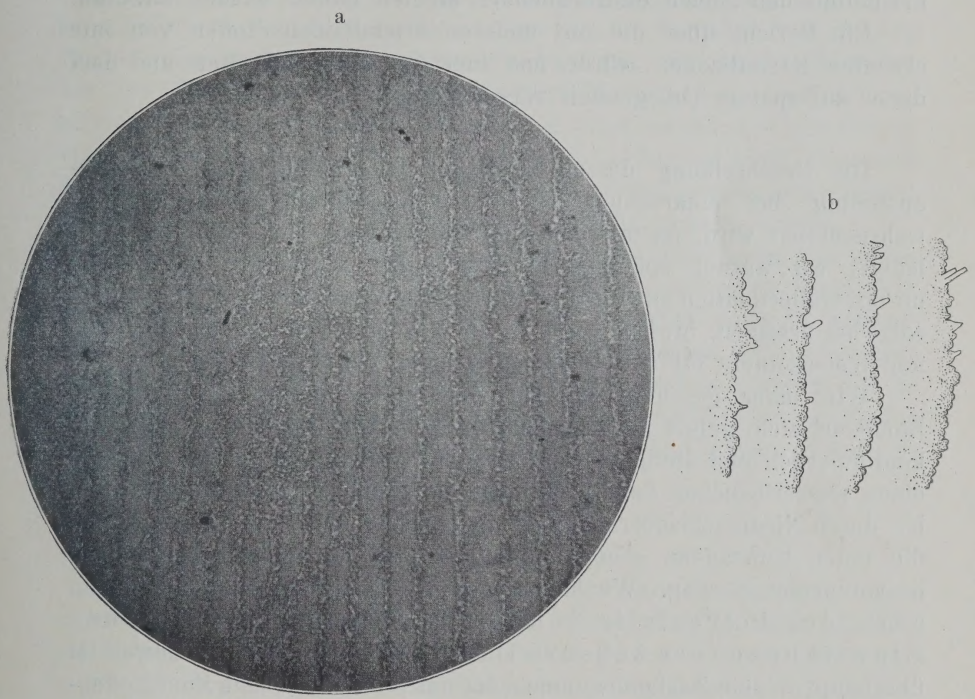

Fig. 4. Natriumphosphatringe in eintrocknender Gelatine. a bei schwacher, b Detail bei stärkerer Vergrößerung.

Die Beschaffenheit der Niederschläge, durch deren lokale Häufung die Zonen zustande kommen, darf als eine körnig-kristallinische bezeichnet werden und prägt den Ringen eine ähnliche deutliche Polarität auf, wie wir sie an den Ringen in Gelatine fanden (Fig. 2a); schreiten die Trocknungsgrenzen ungefähr in Kreisringform von außen nach innen weiter, so häufen sich an den konkaven Seiten grob kristallinische Gebilde an, und der Saum des Gebildes erscheint oft unregelmäßig gelappt; an der konvexen Seite ist die kristallinische Beschaffenheit des Niederschlags bzw. eines Teils des letzteren erst zwischen gekreuzten Nikols mit Deutlichkeit erkennbar; die Schichtendicke ist hier erheblich geringer (vgl. auch Fig. 4b).

Die Unregelmäßigkeit der Kristallbildungen bzw. die sehr hohe Empfindlichkeit der Kristallisationsvorgänge gegenüber allerhand äußeren Agentien erschwert das Arbeiten mit den Natriumphosphatringen sehr. Da alle prinzipiellen Fragen, die ihnen gegenüber sich aufrollen lassen, und die für unsere Betrachtungen Bedeutung zu gewinnen versprechen, ebenso gut auch an den Liesegangschen Silberchromatringen diskutiert werden können, werden wir im folgenden vorwiegend auf die letzteren Bezug nehmen, werden es aber auch in den folgenden Kapiteln nicht unterlassen, die Uebereinstimmung zwischen den Chromatringen und den kristallinischen Zonen eintrocknender Medien immer wieder darzutun.

Ein Bericht über die mit anderen kristalloiden Stoffen von mir erzielten Kristallzonen würde uns hier zu lange aufhalten und darf daher auf spätere Gelegenheit verspart bleiben.

Die Beschreibung dessen, was bei der geschilderten Versuchsanstellung bei makroskopischer und mikroskopischer Untersuchung wahrnehmbar wird, ist mit dem hier Mitgeteilten noch keineswegs erledigt; wir werden später noch eingehender namentlich auf die an unsern Gallertplatten auftretenden Strukturen zurückkommen und wollen zunächst erwägen, inwieweit die bisher geschilderten für den Biologen und insbesondere für den Pflanzenanatomen von Interesse sind.

Wir haben gesehen, daß auf einer Gallertplatte, die bestimmte Stoffe in sich gelöst und zunächst gleichmäßig verteilt enthält, ein kontinuierlich und stetig fortschreitender Vorgang, wie es die Diffusion eines wasserlöslichen Salzes, das auf die Gallerte aufgetragen worden ist, durch Niederschlagserzeugung abwechselnd helle und dunkle Zonen, die unter Umständen sehr komplizierte Struktur aufzuweisen haben, hervorzurufen vermag. Wir haben einen Rhythmus zustande kommen sehen, der keinesfalls von irgendwelchen rhythmischen Einwirkungen der Außenwelt abhängig ist. Die Außenwelt ist überhaupt an dem Zustandekommen der uns interessierenden Zonen offenbar nur insofern beteiligt, als sie das Material, das Substrat der künftigen Strukturen liefert und die verschiedenen Ingredienzen zusammenführt. Alle Faktoren aber, welche die Qualität der allmählich sich verändernden Gallertscheibe determinieren, liegen innerhalb des Gebildes selbst, so daß wir die Differenzierung, welche die Gallertscheibe während des Versuchs allmählich erfährt, als Selbstdifferenzierung [Roux[1])] zu bezeichnen haben.

Für die kausale Deutung der von Tieren und Pflanzen her uns bekannten Struktureigentümlichkeiten ist diese Erkenntnis von großem

1) Roux, W., Einleitung zu den „Beiträgen zur Entwicklungsmechanik des Embryo“ (Zeitschr. f. Biol., 1885, **21**; vgl. auch Ges. Abhandl., 1895, **2**, 15 und Terminologie der Entwicklungsmechanik, 1912, 365).

Wert: da uns die Liesegangschen Ringe lehren, daß auf dem Wege der Selbstdifferenzierung Zonen und Kreissysteme zustande kommen können, liegt kein Grund mehr vor, bei der kausalen Erklärung ähnlicher Strukturen, die wir an Zellen, Geweben oder Organen der Organismen wahrnehmen, eine rhythmische Beeinflussung der letzteren durch die Außenwelt von vornherein als unerläßlich zu betrachten. Ferner hat uns die Durchsicht der Kapillar- und Plattenversuche gelehrt, daß relativ einfache Diffusionsvorgänge in Gelen genügen, um sehr komplizierte und polarisiert gebaute Strukturen in den Niederschlagsmassen entstehen zu lassen; wir werden demnach bei der Beurteilung vergleichbarer Strukturen der Organismen zu erwägen haben, ob auch sie vielleicht auf einfache Diffusionsvorgänge kausal zurückzuführen sind, ohne daß an unübersehbare komplizierte Leistungen eines spezifischen, regulatorisch tätigen, lebenden Protoplasmas appelliert werden müßte.

Die an Tieren und Pflanzen wahrnehmbaren Strukturen, auf deren Entwicklungsmechanik das Phänomen der Liesegangschen Ringe und ähnlicher Schichtungserscheinungen Licht zu werfen geeignet scheint, sind, wie ich glaube, sehr zahlreich. Im folgenden soll untersucht werden, ob und inwieweit die Fragen der entwicklungsmechanischen Pflanzenanatomie durch den Vergleich vegetabilischer Strukturen mit den in toten Gelen erzeugten gefördert werden können.

Von panaschierten Pflanzenorganen spricht man, wenn anstatt normal grün gefärbter solche zur Entwicklung kommen, die nur stellenweise die normale Färbung aufweisen, an andern Stellen blaßgrün oder gelblich gefärbt oder völlig farblos sind. Die Verteilung der hellen und der normal gefärbten Stellen kann eine verschiedene sein. Für uns ist die von Gärtnern und Züchtern treffend als Zebrafärbung („formae zebrinae“) bezeichnete deswegen von Interesse, weil bei den zebroid panaschierten Organen der Wechsel zwischen dunkel und hell durchaus derselbe ist wie bei den Liesegangschen Zonen. Sehr beliebt ist die Zebraform eines hochwüchsigen Grases, der *Eulalia japonica* Trin. (*Miscanthus sinensis* Andersson), deren Blätter mit breiten gelblichen Bändern in wechselnder Zahl und Breite gezeichnet sind. Mit Fig. 6 werden sie den in einer Kapillare gebildeten Silberchromatzonen des großen Rhythmus[1]) vergleichsweise gegenübergestellt (Fig. 5).

1) Niederschläge dieser Art — es fehlen die kleinen Zonen, die Silberchromatstreifen stellen recht breite Bänder dar — erhielt ich bei Verwendung einer Kalium-

Eine im wesentlichen ganz gleich gezonte Zebraform wird in den Gärten von *Juncus effusus* L. gezogen, sowie von *Coix lacryma* L.

Dieselbe Panachure wie bei den erwähnten Monokotyledonen tritt ferner an manchen Coniferen auf; allerdings werden solche „bunte" Formen in Europa wohl nur wenig kultiviert. Ausführlich berichtet über sie Mayr, der über die uns interessierende buntnadelige Form von *Pinus Thunbergii* Parl. sich folgendermaßen äußert: „Oculus dra-

Fig. 5.

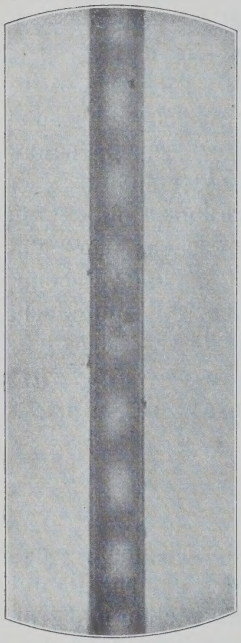

Fig. 6.

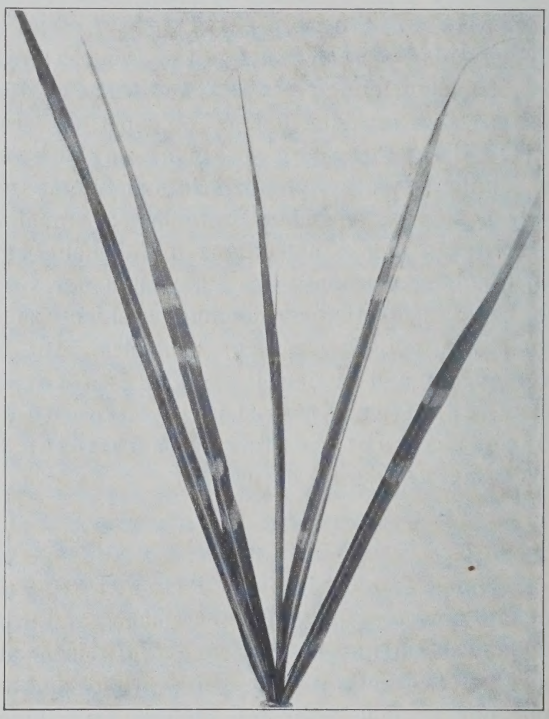

Fig. 5. Kapillare mit deutlich erkennbaren Zonen des großen Rhythmus.
Fig. 6. Gruppe von zebrapanaschierten Blättern der *Eulalia japonica* Trin.

conis, Schwarzkiefer, Drachenauge, Jano mematsu. Diese auffällige Form gehört ebenfalls zu den panaschierten Abarten; an jeder Nadel findet sich in ziemlich gleicher Entfernung von der Ansatzstelle eine gelbe Partie, worauf dann eine normal grüne, abermals eine gelbe und für den Rest der Nadel wieder eine grüne Zone folgt. Blickt man

bichromatgelatine, zu welcher ein Drittel des Volumens verflüssigte Gelatine aus Bakterien- und Schimmelpilzkulturen (auf 5-proz. Gelatine ohne weiteren Zusatz) hinzugefügt worden war. Vgl. hierzu auch die Mitteilungen Liesegangs über Gelatose (a. a. O. 1907).

von oben herab auf die Knospe, dann erkennt man — nur im Herbst und Winter deutlich — zwei helle, gelbe Kreise, das Bild eines furiosen Auges, wie es dem japanischen Drachen in der Kunstindustrie eingesetzt wird; öfters findet sich an dieser Kiefer auch nur ein, zuweilen auch drei Kreise[1])." Fig. 7 zeigt die panaschierte Zweigspitze (von oben gesehen). Ganz ähnliche Oculus-draconis-Varietäten nennt MAYR für *Pinus densiflora* SIEB. et ZUCC. und *P. parviflora* SIEB. et ZUCC.;

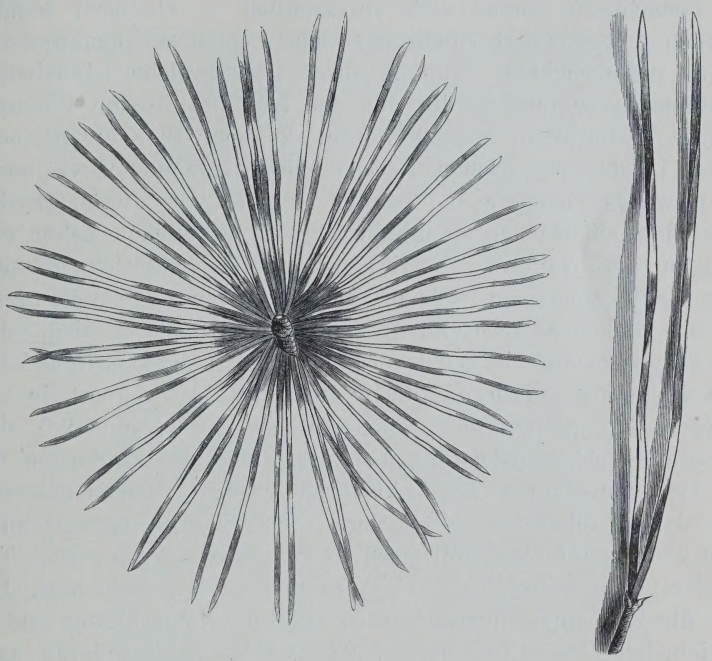

Fig. 7. Panaschierte Nadeln von *Pinus Thunbergii* PARL., sog. Oculus draconis (nach MAYR); rechts ein einzelner Kurztrieb.

weitere sind den europäischen Coniferenzüchtern für *Pinus strobus*, *P. cembra* u. a. bekannt. Die panaschierten Nadeln sind nun freilich nicht immer so regelmäßig gestreift, wie es Fig. 7 zur Anschauung bringt; es spricht aber keineswegs gegen die Berechtigung eines Vergleichs zwischen den zebra-panaschierten Coniferennadeln und den LIESEGANGschen Zonen (vergl. Fig. 5), wenn die Verteilung der weißen Stellen an den bunten Organen unregelmäßig wird, wenn die Zonen bei Nadeln der nämlichen Kurztriebe in ungleicher Höhe liegen[2]) oder

1) MAYR, H., Monographie der Abietineen des japanischen Reiches (Tannen, Fichten, Tsugen, Lärchen und Kiefern). München 1890, 89.

2) Abbildung bei H. MAYR a. a. O.

neben regelmäßig panaschierten auch völlig weiße oder völlig grün gefärbte Nadeln erscheinen. Auch die den Züchtern bekannte Erscheinung der weißspitzigen Nadeln [*Picea excelsa* LINK var. *aurea, Picea orientalis* LK. et CARR. var. *aurea spicata*[1])] gehört wohl in diesen Zusammenhang.

Ich habe diese Panaschierungserscheinungen an erster Stelle erwähnt, weil bei ihnen die Aehnlichkeit mit künstlich erzeugten LIESEGANGschen Zonen auch insofern besonders groß ist, als bei diesen wie jenen benachbarte Zonen sich vornehmlich — vielleicht sogar ausschließlich — chemisch-qualitativ oder chemisch-quantitativ voneinander unterscheiden. Kommt durch irgendwelche Diffusions- und Anhäufungserscheinungen, die mit den LIESEGANGschen Phänomenen irgendwie in Parallele gesetzt werden können, aber ein periodischer Wechsel in der chemischen Beschaffenheit irgendeines Organs oder eines Gewebes zustande, so werden für die von diesen rhythmisch wechselnden, chemischen Mannigfaltigkeiten betroffenen Zellen die Bedingungen der weiteren Entwicklung ungleich werden müssen: es können dann Zonen, in welchen das Wachstum irgendwie gefördert wird, mit solchen abwechseln, in welchen es gehemmt wird, oder die Zellen reagieren auf die zonenweise verteilten ungleichartigen Entwicklungsbedingungen durch qualitativ differente Leistungen, die bald in der Prôduktion bestimmter Stoffe (Anthocyan oder anderer), bald in besonderen Wachstumsleistungen (Entstehung von Zellformen besonderer Art, von Haaren u. dergl.) ihren Ausdruck finden können. Es liegen daher keine Bedenken vor, auch die Querbandzeichnungen, welche viele Laubblätter aufweisen — *Cypripedium japonicum* THUNB. (Orchidac.), *Sanseviera guineensis* WILLD., auch *S. grandis* hort. (Liliac.), ferner die Zeichnung quergestreifter Achsen, Niederblätter und Laubblattstiele bei *Dracontium gigas* (SEEM.) ENGL. und anderen Araceen, — ebenso die ähnlichen Streifungen und Zonenbildungen an Blütenorganen (Perigon von *Oncidium*-, *Rhenanthera*-, *Phalaenopsis*-Arten und anderen Orchideen; Koronafäden verschiedener *Passiflora*-Arten, z. B. *P. alata* AIT.) ätiologisch mit den LIESEGANGschen Zonen zu vergleichen.

Weit verbreitet ist der Effekt der Querstreifung bei den Bromeliaceen. *Vriesea splendens* LEM. (Fig. 8) hat breite Anthocyanbänder; bei *Guzmania musaica* MEZ bestehen die breiten Querstreifen aus kurzen, dunklen, gerade verlaufenden oder regellos gekrümmten Linienfragmenten. Aehnlich wie sie ist *Vriesea fenestralis* gezeichnet. — Wir kommen sogleich noch auf die Familie der Bromeliaceen zurück.

---

1) Bei beiden beschränkt sich, soweit an den mir vorliegenden Proben zu ermitteln war, das Auftreten der panaschierten Nadeln auf die Oberseite. Bei *Picea excelsa aurea* fand ich weißspitzige Nadeln unter völlig „weißen".

In allen bisher erwähnten Fällen sind die Blätter quergestreift; die Bänderung verläuft also senkrecht zur Nervatur. Es ist bemerkenswert, daß fast alle hierher gehörigen Beispiele aus der Reihe der Monokotyledonen stammen, d. h. aus der Reihe der parallelnervigen Pflanzen, in deren Blattspreiten Anastomosen der Leitbündel fehlen oder doch nur einen bescheidenen Grad der Entwicklung erreichen. Auch die Blätter der Koniferen, die uns der „Drachenaugen"-Varietäten wegen interessierten, sind nur mit ganz einfacher Nervatur ausge-

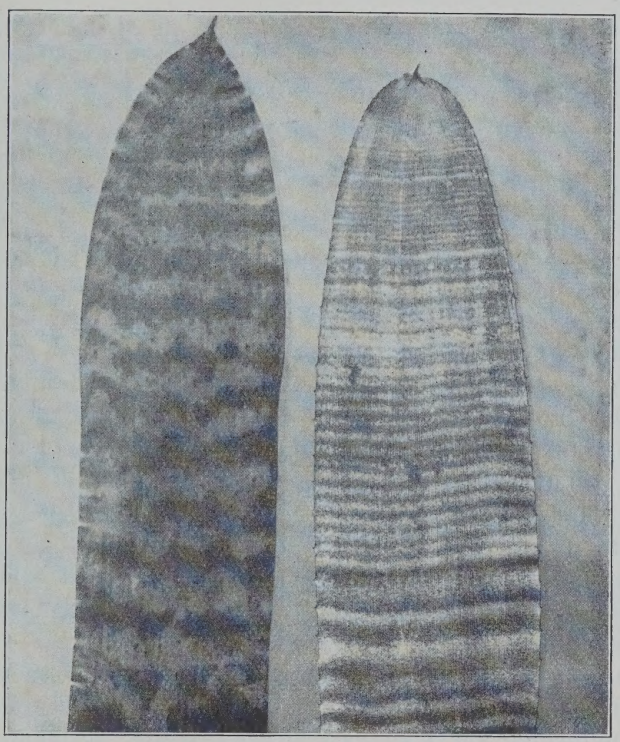

Fig. 8. Quergestreifte Bromeliaceenblätter (links *Vriesea splendens* LEM., rechts *Billbergia zebrina* LINDL. var. *farinosa* hort.).

stattet und dürfen hierin mit den Monokotyledonen verglichen werden. Vielleicht ist das häufige Auftreten von Zebrapanachure und Zebrastreifung anderer Art bei Monokotyledonen — in Kapitel II werden noch zahlreiche weitere Beispiele zur Sprache gebracht werden — mehr als ein Zufall; es wäre wohl vorstellbar, daß in vielen Spreiten, die zur Ausbildung typisch entwickelter Netznervatur befähigt sind, die Diffusionsvorgänge zu mannigfaltig orientierten Bahnen folgen, als daß deutliche Querstreifung als Resultat der hier angenommenen hypothetischen Stoffwanderungsvorgänge in Erscheinung treten könnte,

obwohl diese letzteren offenbar nicht an die Leitungsbahnen gebunden sind. Inwieweit die Verteilung der hellen und dunklen Stellen panaschierter *Abutilon*-Arten und ähnlicher in diesem Punkte als gegensätzlich zu der typischen Zebrapanachure zu bezeichnen ist, bedarf näherer Untersuchung. Parallelnervige Spreitenausbildung und „Neigung" zu deutlicher Querbänderung wären demnach als Folgen gemeinsamer unbekannter Eigenschaften der Organe, die in der natürlichen Verwandtschaft der Pflanzen begründet sind, zu betrachten. —

Es erübrigt sich noch, einen Blick auf die Monokotyledonen mit fiederiger Nervatur zu werfen. Am schönsten gezeichnet sind wohl die Blätter mancher Korbmaranten, z. B. der *Calathea Veitchiana* Hook.: die Zonen verlaufen bei ihnen bogig zwischen den Seitennerven, also ungefähr parallel zum Rand des Blattes; bei der genannten *C. Veitchiana* sieht man auf eine innere helle Zone eine sehr dunkle, auf diese eine schmale helle und schließlich wieder eine dunklere folgen; die Bögen wenden ihre Konkavität nach innen. Nach einem ähnlichen Prinzip gezeichnet sind die Blätter von *Kaempferia Roscoeana* Wall. (Zingiberac.), deren Spreitenhälften je zwei helle Binden parallel zum Rand durchziehen u. a. m. Hierher gehören wohl auch die Binden auf den Blattspreiten von *Cyclamen europaeum* L. und verschiedenen Blattbegonien. Die blassen Streifen der Alpenveilchenblätter bestehen oft aus hufeisenförmig gekrümmten Stücken, die ihre Konkavität dem Blattrand zuwenden, in anderen Fällen stellen sie ein gleichmäßig breites Band dar; bald sind sie schmal, bald nehmen sie die halbe Breite der Spreitenhälften in Anspruch, bald liegen sie am Rand, bald in ansehnlichem Abstand von ihm; bei manchen Spielarten fand ich in der Mitte der Spreiten ein helles Mittelfeld, an dessen Rand andeutungsweise ein zweiter Ring entwickelt war, bei noch anderen war von Zonenbildung fast nichts erkennbar[1]). Aehnliche Varianten wiederholen sich bei verschiedenen *Begonia*-Arten. — Daß alle diese Streifungen anatomisch betrachtet auf eine verschiedene Weise zustande kommen, hindert nicht, daß wir sie hier miteinander vergleichen: die Diffusionstheorie will nur das Zustandekommen zonenmäßig wechselnder Mannigfaltigkeit erklären, ohne daß dabei über die Art dieser Mannigfaltigkeit irgend etwas präjudiziert wird. —

---

1) Die Blätterzeichnung der *Calathea Veitchiana* Hook. u. a., der *Cyclamen*-Spielarten usw. wiederholt in großen Ausmessungen die Zeichnung, die von den Flügeln vieler Schmetterlinge her bekannt ist. Diese Uebereinstimmung ist keineswegs eine äußerliche oder zufällige, sondern durch die Diffusionstheorie [kausal erklärbar, wie in Kapitel IV näher auseinanderzusetzen sein] wird. An [die Schmetterlingsflügel und das Verhalten ihrer Bänderung unter verschiedenen Kulturbedingungen erinnern übrigens auch die wechselnde Breite und die „Verschiebbarkeit" der an den *Cyclamen*-Blättern gefundenen Bänder.

Es wäre keineswegs im Sinne der hier verfochtenen Theorie, wollte man die zonenweise verteilten Farbstoffe der genannten Blätter unmittelbar als das Material ansprechen, welches bei der Diffusion unbekannter Stoffe in den Gelen des Pflanzenkörpers, wie bei der Bildung der Liesegangschen Chromatzonen angehäuft wird; vielmehr nehme ich, wie aus dem oben Gesagten bereits hervorgeht, an, daß die durch relativ einfache Diffusionsprozesse zustande gekommenen chemischen Differenzen die lokale Bildung bestimmter Pigmente oder Chromogene erst am Ort der späteren Zonenbildung angeregt haben. —

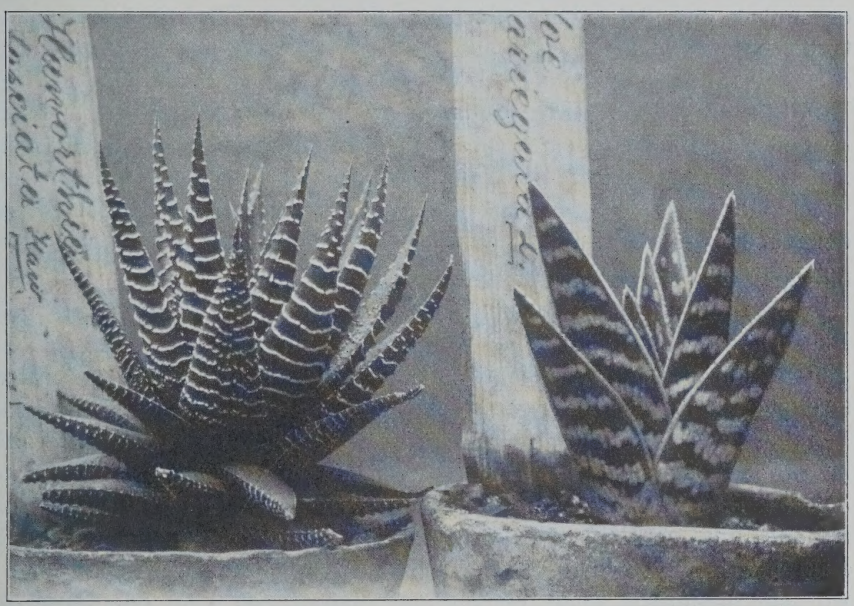

Fig. 9. Sukkulentenblätter mit verschiedenartig ausgebildeter Querstreifung. (*Haworthia fasciata* Haw. und *Aloë variegata* L.)

Sehr häufig sind die Querstreifungen der Blätter und Blüten nicht genau senkrecht zur Längsachse des Organs orientiert, sondern bogig gekrümmt — eine Erscheinung, die uns auch von den Chromatröhren und Chromatplatten her bekannt ist (vgl. Fig. 2 a) und die in Beziehungen zu der Richtung des Diffusionsstromes steht (vgl. Kapitel II); es versteht sich von selbst, daß man aus diesen Krümmungen im allgemeinen nicht ohne weiteres auf die Wanderrichtung der hypothetischen Stoffe und die Lage des Diffusionszentrums schließen darf, sondern sie sehr oft als Folge eines an verschiedenen Teilen des Organs sich ungleich stark betätigenden Wachstums zu betrachten haben wird. —

Eine zweite Reihe von Beispielen liefern uns diejenigen sehr zahlreichen Fälle, in welchen die Zonen durch lokale besondere Wachs-

tumsleistungen zustande kommen. Fig. 9 stellt zwei Aloineen dar: *Haworthia fasciata* Haw. entwickelt auf der Blattunterseite überaus zierliche, weiße, parallel orientierte Leisten, während auf der Oberseite unregelmäßig verteilte, mehr oder minder dicht gruppierte weiße Warzen sich finden; ähnlich verhält es sich z. B. mit *Haworthia margaritifera* Haw. *Aloë variegata* L. zeigt ebenfalls parallel gestellte, weißliche Querstreifen, die bald als zusammenhängende Bänder, bald als Punktstreifen ausgebildet werden. Diese Zeichnungen, die bald flach-leistenförmig erhaben sind, bald nur als farbige Musterung im Niveau der Blattoberfläche liegen, sind auf Ober- und Unterseite der Blätter mehr oder minder deutlich erkennbar und bei sehr zahlreichen *Aloë*- und *Gasteria*-Arten anzutreffen (*Aloë angulata* Willd., *A. glabra* S.-D., *A. lingua* Thunb., *A. excavata* Willd., *A. saponaria* Haw., *Gasteria vittata* S.-D., *G. metallica* Berger, *G. trigona* Haw., *G. maculata* Haw. u. a.). Bei den meisten bestehen die Bänderzonen sogar aus mehreren dichtgestellten Reihen von Punkten; bei *Aloë echinata* Willd. sind es zapfenartige Auswüchse, welche die Querstreifen bilden, ohne daß es zu farbiger Unterscheidung der Zonen kommt u. dergl. mehr. Auch die *Haworthia tessellata* Haw. gehört wohl in diesen Zusammenhang.

Bei verschiedenen Bromeliaceen kommen die Streifen auf den Blättern (auf Oberseite oder Unterseite, zuweilen auch auf beiden Seiten) durch Schüppchenhaare zustande, die entweder auf bestimmte streifenartige Zonen beschränkt sind oder auf der ganzen Blattfläche — allerdings in ungleicher Reichlichkeit — sich finden, derart, daß haararme Streifen mit haarreichen wechseln. Wir dürfen uns die starkbehaarten Felder wohl in derselben Weise entstanden denken wie Beijerincks positive Auxanogramme[1]): wo die Bedingungen für die Haarentwicklung günstig sind, kommen dichte Haarstreifen zustande; wo jene ungünstig sind, bleiben die Blattstreifen kahl oder spärlich behaart. Daß in dem nämlichen Blatte die Bedingungen für die Entwicklung bestimmter epidermaler Produkte zonenweise verschieden werden können, wird uns durch die Entstehung der Liesegangschen Zonen verständlich gemacht. Eine Nötigung spezifische haarerzeugende Stoffe im Sinne der „Stoff- und Form"-Theorie anzunehmen, liegt meines Erachtens nicht vor.

Bei *Billbergia vittata* Brogn. var. *Leopoldii* bestehen die weißen Zonen der Blätter aus einem sehr dichten weißen Schüppchenbelag; die Zonenbildung kommt vorzugsweise auf der Blattunterseite zum Ausdruck, fehlt aber auch oben nicht ganz. Bei *Billbergia zebrina* Lindl. var. *farinosa* hort. wechseln auf der Blattunterseite haararme und haarreiche Streifenzonen von wechselnder Breite. Deutlich

1) Beijerinck, M. W., L'auxanographie ou la méthode de l'hydrodiffusion dans la gelatine appliquée aux recherches microbiol. (Arch. néerland., **23**, 367.)

erkennbar ist ihre Polarität: nach der Blattspitze zu sind die starkbehaarten weißlichen Streifen scharf begrenzt, nach der Basis zu sind ihre Grenzen unscharf (vgl. Fig. 8 rechts). Dieselbe Polarität tritt auch bei anderen Bromeliaceen auf und wird uns in Kapitel II nochmals beschäftigen. Bei *Billbergia vittata* fand ich sie bei den mir zur Verfügung stehenden Gewächshausexemplaren kaum erkennbar. Daß die Kulturbedingungen auf die Ausbildung der Haarstreifen und die Schärfe ihrer Grenzen von großem Einfluß sind, ist anzunehmen.

II.

Nachdem das erste Kapitel mit den einfachsten Formen bekannt gemacht hat, in welchen sich bei der LIESEGANGschen Versuchsanstellung die Silberchromatniederschläge zeigen können — parallele Schichten, konzentrische Ringe — wird in den folgenden auf allerhand Abweichungen von diesem Schema einzugehen sein. Eine ausführliche Beschreibung einiger der zahlreichen Formvarianten wird sich dabei um so weniger vermeiden lassen, als gerade die Abweichungen vom Schema in der bisher vorliegenden Literatur erst geringere Berücksichtigung gefunden haben.

Trägt man in der oben beschriebenen Weise einen Tropfen starker Silbernitratlösung auf Kaliumbichromatgelatine auf, so sind die Bedingungen für die Verbreitung des Silbernitrats und die Ausfällung des Silberchromats keineswegs in allen Teilen und Schichten der Platte die nämlichen. Wir teilten schon vorhin mit (p. 10), daß der obere Teil eines Silberchromat-Niederschlagsringes durchaus nicht immer denselben Bau aufweist wie der untere; an der das Glas berührenden Fläche der Gallerte sind die Bedingungen für die Silberchromatausfällung offenbar andere als mitten in der Gallerte. LIESEGANG erinnert daran, daß der diffusible Körper, der in der Gelatine enthalten ist, nach jenen Stellen hinwandert, welche einen höheren Wassergehalt besitzen: „bei der gewöhnlichen Trocknung vom Rande aus also nach der Mitte zu, aber auch von der freien Oberfläche in die Tiefe“ [1]). Es kann nicht fraglich sein, daß außer diesen Faktoren auch noch andere den Diffusionsvorgang und die Niederschlagsbildung an der Glasseite und in den inneren Teilen unterschiedlich beeinflussen, wie aus den nachfolgend geschilderten Versuchen hervorgehen wird.

Bei den Experimenten mit Gelatinekapillaren beobachtete ich einige Male, daß nicht zusammenhängende Scheiben von Chromatniederschlag, sondern nur Ringe von solchem, die der Glaswand anlagen, sich gebildet hatten. Zwischen den vielen tausend Niederschlagsscheibchen, die ich bei meinen Kapillarversuchen durchzumustern hatte, sind mir allerdings nur zwei oder drei solcher Ringe aufgefallen. Wohl aber gelang

1) LIESEGANG, R. E., Trocknungserscheinungen bei Gelen (Gedenkboek — VAN BEMMELEN, 1910).

es, ringförmige Niederschlagsscheiben in zylindrischen Gallertmassen reichlich zu erzeugen, wenn diese mit Glyzerin überschichtet wurden. Ich bediente mich hierfür Kapillaren, welche oben sich beträchtlich erweiterten und nach Füllung des unteren Teils mit Kaliumbichromatgelatine oben noch das Einfüllen von Glyzerin gestatteten; nach der Füllung wurden die Röhrchen in Silbernitratlösung gestellt. Weitaus die Mehrzahl der in der Nähe des Glyzerins zur Ausbildung kommenden Niederschlagsscheiben waren in der Mitte perforiert. —

Viel bequemer läßt sich ein besonders auffälliger Unterschied in den Diffusions- und Fällungsbedingungen, die bei Plattenversuchen in den oberen und unteren Schichten der Gallerte realisiert sind, bei der umgekehrten Versuchsanstellung demonstrieren; trägt man auf eine silbernitrathaltige Gallerte ein Kriställchen von Kaliumbichromat auf, so bilden sich gar nicht selten zwei Systeme von Ringen, — das eine in den oberen, das andere in den unteren Schichten der Gallerte; beide Systeme bestehen aus konzentrischen Ringen, aber die Intervalle, welche die Ringe der Systeme voneinander trennen, können in den beiden Systemen — wenigstens stellenweise — verschieden groß ausfallen. Fig. 10 zeigt ein solches Doppelsystem: die oberen Ringzonen sind häufig unterbrochen, ihre Stücke oft durch Anastomosen miteinander verbunden, die unteren sind in ihrem Verlauf erheblich regelmäßiger.

Fig. 10. Doppeltes System von konzentrischen Ringen (Kaliumbichromat auf Silbernitratgelatine); die in der Tiefe liegenden breiten Niederschlagsringe sind durch Punktierung kenntlich gemacht, die an den oberen Gallertschichten liegenden sind schwarz ausgefüllt. Die Umrisse der oberen Streifungen sind scharf, die der unteren — wie in der Figur nur angedeutet ist — mehr oder minder verwaschen.

Ganz ähnliche, wenn auch nicht so auffällige Aeußerungen der Unabhängigkeit der auf der Glasseite liegenden von den an der freien Oberfläche sich ausbildenden Niederschlagsringen lassen sich aber auch an Chromatgelatine bei der üblichen Art der Versuchsanstellung beobachten. Wir können uns vorstellen, daß auch hier Doppelringe zur Ausbildung kommen, daß aber die Ringe im allgemeinen in ihrem ganzen Verlauf übereinander liegen und miteinander zu einer einheitlichen ringförmigen Leiste verbunden bleiben; nur zuweilen trennen sie sich voneinander. Fig. 11 soll veranschaulichen, wie zuweilen der untere Halbring den zu ihm gehörigen oberen verlassen und bei dem benachbarten Anschluß finden kann; da diese Störung nicht nur einmal erfolgt,

sondern an den in der Richtung des Radius nach innen und außen benachbarten Ringstellen dasselbe Phänomen sich wiederholt, resultieren radialverlaufende Zickzacklinien, die nicht selten mehrere Zentimeter weit verfolgt werden können, schließlich aber doch von ungebrochenen, wenn auch wellig verkrümmten Niederschlagsreifen umspannt werden. — Bei mikroskopischer Untersuchung derartiger Verlaufsstörungen werden die einzelnen Glieder solcher Zickzacklinien immer abwechselnd bei hoher und tiefer Einstellung sichtbar.

Die Zickzacklinien können Brechungen mit sehr spitzen Winkeln aufweisen, — dann sind die einzelnen Glieder der Zickzacklinien lang; nicht selten werden sie vier- und fünfmal so lang wie ein Ringintervall breit ist oder verlaufen sogar äquidistant zwischen je zwei Ringen der anderen Schichtenhälfte eine weite Strecke; — in anderen Fällen sind die Glieder kurz, die Winkel kommen einem Rechten nahe.

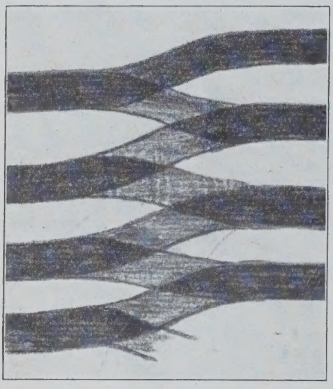

Fig. 11. Radial verlaufende, halb hohe Zickzacklinie im Ringsystem; halb schematisiert.

An den Zickzackrupturen werden entweder die Ringe der oberen und der unteren Schichtenhälfte in ihrer Kreisform gestört — oder die Störung betrifft z. B. nur die oberen, und die unteren erfahren eine um so schärfere Knickung, um die Anastomosen zwischen den kreisrund gebliebenen Ringen der oberen Schichtenhälfte zustande zu bringen. Eine einfache mathematische Ueberlegung macht es klar, daß die radial orientierten Zickzacklinien dieser Art aus Gliedern von abwechselnd geringerer und größerer Länge bestehen müssen.

Ein bemerkenswerter Unterschied zwischen den oberen und unteren Ringhälften ist der, daß zuweilen nur in den unteren Schichten die Silberchromatreihen noch die in ihnen liegenden Zonen des kleinen Rhythmus (vgl. z. B. Fig. 2b) erkennen lassen.

Verfolgt man unter dem Mikroskop die Entstehung der Zickzacklinien, so wird man bemerken, daß die Chromatringe abwechselnd von links und rechts sich über die Rupturstelle zum Zickzackbild zusammenfügen [1]).

Ebenso häufig wie den in Fig. 11 dargestellten Zickzacklinien begegnet man solchen, die mit ihren Gliedern nicht die halbe, sondern überall die ganze Höhe der Gallertscheibe in Anspruch nehmen. Bei

1) Es würde zu weit führen, eine eingehende Beschreibung dessen, was bei mikroskopisch-entwicklungsgeschichtlicher Untersuchung einer im Entstehen begriffenen Silberchromatplatte sich beobachten läßt, hier zu geben. Einige Angaben bei Morse und Pierce a. a. O.

der in Fig. 12 dargestellten Partie liegen zwei Zickzackbrüche in dem nämlichen Ringsystem unmittelbar nebeneinander. Die Anhäufung des Silberchromatniederschlags ist in den zickzackartig gebrochenen Teilen erheblich geringer als in den ungebrochen verlaufenden: da der pro Flächeneinheit zur Verfügung stehende Chromatgehalt derselbe bleibt, entfällt auf die ungebrochene Bogenlinie mehr Material als auf die umwegbeschreibenden Zickzacklinien.

Durch wiederholte Brechung und Anastomosenbildung, wie die in Fig. 12 dargestellte, kann schließlich aus dem schlichten Ringsystem eine sehr komplizierte netzartige Figur werden, zu deren Studium wiederum auch die mit Kaliumbichromatzusatz und Silbernitratgelatine gewonnenen Platten sich empfehlen. Die Breite der entstehenden Maschen wechselt innerhalb weiter Grenzen. — Wiederholt sah ich (auf Kaliumbichromatgelatine) nur auf der Glasseite Figuren von der

Fig. 12.

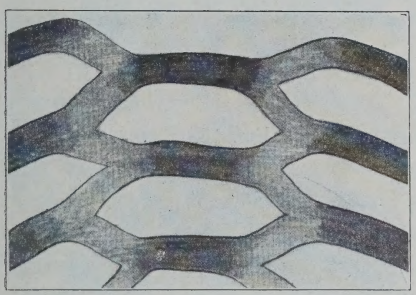

Fig. 13.

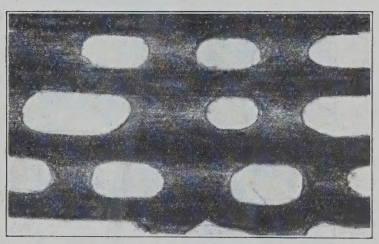

Fig. 12. Zwei radial verlaufende Zickzacklinien (volle Höhe); halb schematisiert.
Fig. 13. Ringe mit zahlreichen Anastomosen.

soeben beschriebenen Art entstehen und in der oberen Schichtenhälfte regelmäßige Ringe sich ungestört entwickeln. —

In Fig. 13 sind Niederschlagsbilder dargestellt, die mit Kaliumbichromatgelatine gewonnen wurden: wohl infolge unbekannter Verunreinigungen sind die Anastomosen so zahlreich ausgefallen, daß nur noch eng begrenzte rundliche Felder zwischen ihnen chromatfrei geblieben sind. —

In Fig. 12 alternieren die dunklen Teile miteinander: der Abstand der in der Mitte liegenden Zonenstücke von den der seitlichen Gruppen beträgt ungefähr ein halbes Zonenintervall. Während in dem bisher dargestellten Fall die alternierenden Ringstücke durch relativ blasse Zickzacklinien in Verbindung gehalten werden, kann eine solche in anderen Fällen völlig in Wegfall kommen und eine leere, d. h. niederschlagfreie Zone zwischen ihnen bleiben. Fig. 14 veranschaulicht diese weitere Variante. Was für labyrinthische Bilder aus einem Ringsystem nach vielfältiger Fragmentierung der Ringe und nach Bildung von Ana-

stomosen zwischen den Ringstücken entstehen können, lehrt z. B. die „tigroide“ Zeichnung, die man auf Silberchromatgelatine erhalten kann (Fig. 15).

Mit allen diesen Veränderungen kann sich nun noch die weitere kombinieren, daß die Ringe sich nicht in der oben beschriebenen (Fig. 11) Weise spalten und die Verbindung mit dem Nachbarring erreichen, sondern nach der Spaltung die Richtung ihres

Fig. 14.

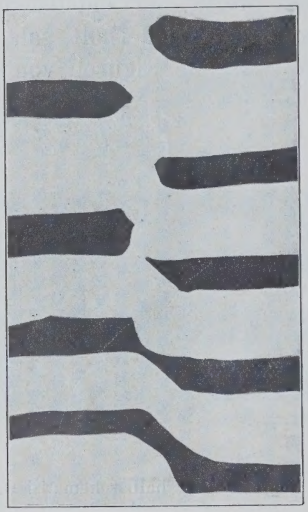

Fig. 15.

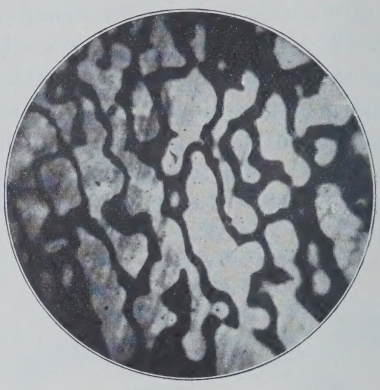

Fig. 16.

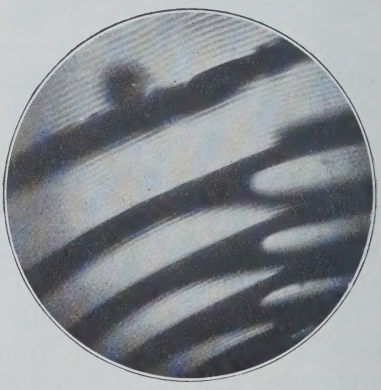

Fig. 14. Geknickte Ringzonen und Ringstücke.

Fig. 15. Tigroidzeichnung auf Silbernitratgelatine.

Fig. 16. Maschenbildung durch lokale Spaltung eines Ringes.

Verlaufs nicht ändern, sondern nur auf eine kurze Strecke Weges sich zu einer Art Masche öffnen. Hinreichende Höhe der Gelatineschicht vorausgesetzt, macht sich — in Anbetracht der schiefen Neigung der Ringe zur Ebene des Glases — diese Maschenbildung auch bei der Betrachtung der Diffusionsscheibe von oben ohne weiteres bemerkbar (vgl. Fig. 16). —

Vorzugsweise an denjenigen Stellen, an welchen die Chromatringe bald für kurze, bald für lange Strecken sich maschenartig aufspalten, sind sie zuweilen mit ihren Nachbarringen durch breite Strecken, an welchen mäßig dichte Niederschlagshäufung eingetreten ist, verbunden. Diese

Silberchromatausfällungen bilden zuweilen schief liegende Platten, welche den oberen Rand einer Masche mit dem unteren Rande der im nächsten Ring gebildeten verbinden. — Liegen mehrere derartige oder ähnliche Stellen nahe beieinander, so bleiben zwischen den Silberchromatmaschen nur schmale Streifen chromatfrei; ähnliches zeigt auch Fig. 13. —

Die Molekularwanderungen, welche der Bildung der Ringbrüche und anderer Diskontinuitäten vorausgehen, scheinen sich von den beim „normalen" Ringbildungsprozeß sich abspielenden prinzipiell zu unterscheiden. Während bei diesem die Silberchromatteilchen, welche schließlich ausfallen und in ihrer Anhäufung die geschilderten Ringe zustande kommen lassen, in der Kapillare nur in deren Längsrichtung, auf der Platte nur in radialer Richtung wandern, zeigen uns die Lücken, die zuweilen in den Niederschlagzonen entstehen (vgl. Fig. 14 oben) an, daß auch Wanderungen in der Richtung senkrecht zu der erwähnten erfolgen können: die Teilchen rücken seitlich auseinander, so daß eine an Silberchromat verarmende Zone entsteht; an ihr erscheint dann der Niederschlagstreifen durchbrochen. Dasselbe wie für die Bildung der Silberchromatstreifen gilt auch für die Niederschlagstreifen des kleinen Rhythmus (vgl. Fig. 21), in welchen wir nachher ganz ähnliche Lücken finden werden.

In allen bisher besprochenen Fällen blieb die Ringnatur der Silberchromatstreifen noch erhalten. Auch das kann sich aber ändern. In Fig. 11 verläuft die Zickzacklinie insofern besonders regelmäßig, als alle ihre Teile ungefähr gleich stark in gleicher Breite entwickelt sind. Viel häufiger ist der Fall, daß sich die Teile abwechselnd stark und schwach ausbilden, so daß immer ein kräftiger und ein dünner Strich einander folgen wie Auf- und Abstrich in geschriebenen Buchstaben. Die schwach entwickelten Glieder der Zickzacklinien können zuweilen erst bei mikroskopischer Prüfung bemerkbar werden oder sogar durch zwei zipfelartige unverbundene Stücke ersetzt erscheinen, die wie unfertige Kopulationsschläuche gegeneinander orientiert sind. Aus dem System konzentrischer, hie und da anastomosierender Kreise wird auf diese Weise eine Spirale. Dieser Fall ist nun in der Tat ein außerordentlich häufiger; Diffusionsbilder, die zunächst Ringsysteme darzustellen scheinen, bestehen, wie sich bei genauerer Prüfung ergibt, wenigstens in bestimmten Abständen vom Diffusionszentrum aus einigen engen Windungen einer Silberchromatspirale. Ja es kann sogar — allerdings seltener — der Fall eintreten, daß zwei oder drei oder noch mehr ineinander liegende Spiralen das Diffusionszentrum umkreisen, wie es die in Fig. 17 abgebildete Platte zeigt.

Es ist sehr schwierig, die Frage nach den Ursachen der hier beschriebenen Störungen befriedigend zu beantworten. Einige Beiträge, die ich zu liefern vermag, sind folgende.

Fig. 18 zeigt einen Baumwollfaden, der durch Zufall in die Kaliumbichromatgelatine gelangt war und an 4 Stellen maschenartige Durchbrechungen der Silberchromatreifen hervorgerufen hat: der Faden er-

scheint gleichsam in den Oeffnungen, die sich in den Niederschlagstreifen für ihn auftun, eingefädelt. Die Erklärung hierfür liegt offenbar darin, daß der Faden Chromat adsorbiert hat, und daß rings um ihn ein chromatarmer Hof, eine „Verarmungszone" zustande gekommen ist, in der es an Material zur kompletten Ausbildung des Niederschlagringes mangelte. Liegen Baumwollfäden an der Oberfläche der Gallerte, so bilden sich unter ihnen ganz ähnliche Verarmungszonen, und die Silberchromatleisten erscheinen dann unter ihnen halbkreisförmig ausgeschnitten.

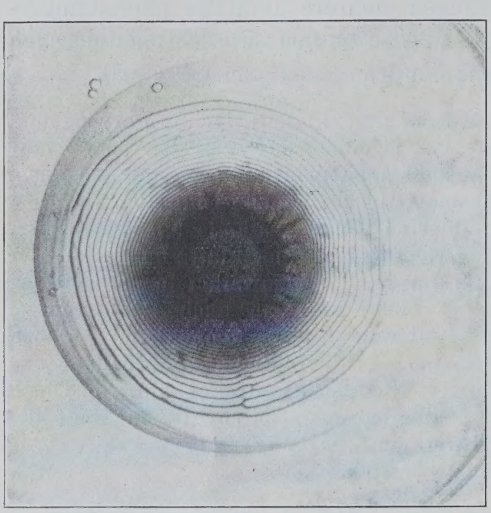

Fig. 17. Spiralige Niederschlagszonen.

Um ganz analoge Verarmungserscheinungen handelt es sich in dem nächsten Fall (Fig. 19): das Silberchromat ist — aus unbekannten Gründen — stellenweise in kleinen, punktförmigen Anhäufungen ausgefallen; rings um diese macht sich die Verarmung der Gallerte an Chromat geltend, es entsteht ein kreisrundes helles Feld; hie und da kommen ähnliche Bilder zustande, wie sie halbschematisch bereits mit Fig. 13 zur Anschauung gebracht wurden.

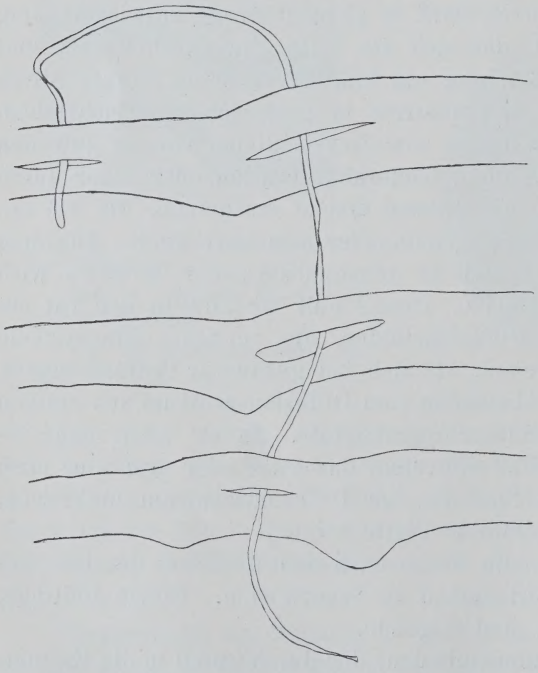

Fig. 18. Maschenartige Durchbrechung der Ringe infolge Störung der Niederschlagbildung durch einen Fremdkörper.

In anderen Fällen sind die Abweichungen von der typischen Verteilung der Niederschläge ganz ähnliche, wie es hier beschrieben

wurde; aber die mikroskopische Durchmusterung der Platten liefert keine Anhaltspunkte zur kausalen Erklärung der Unregelmäßigkeiten.

Fremdkörper, die in der Gallerte eingebettet sind, wirken auf die Struktur der Platten im allgemeinen nicht so stark störend, wie man wohl meinen möchte. Als chemisch - indifferente Fremdkörper habe ich namentlich die in der Gelatine oft eingelassenen Luftblasen und ihre Wirkung auf den Verlauf der LIESEGANGschen Zonen studiert. In einer Reihe von Fällen konnte ich nachweisen, daß unmittelbar hinter den Blasen die oben beschriebenen (Fig. 11) Zickzackstörungen einsetzen; an einem kausalen Zusammenhang zwischen diesen und den Wirkungen der Luftblase läßt sich nicht zweifeln, wenn auch in nicht wenigen Fällen anderer Art die beschriebene Wirkung der Luftblasen ausbleibt. Immerhin sind diese

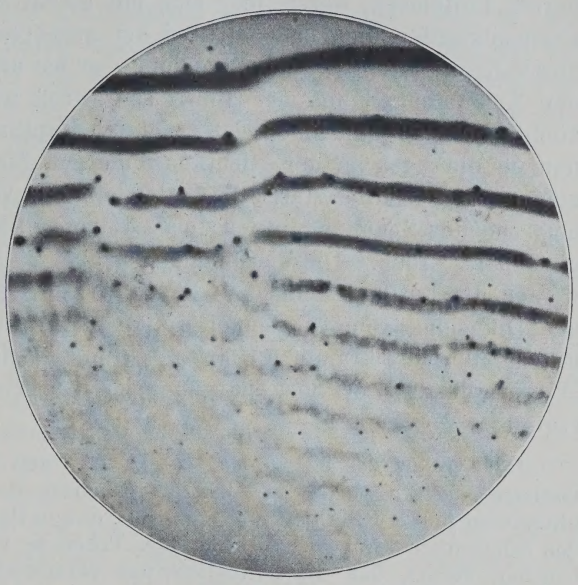

Fig. 19. Punktförmige Niederschlaganhäufungen mit runden Verarmungszonen.

a b

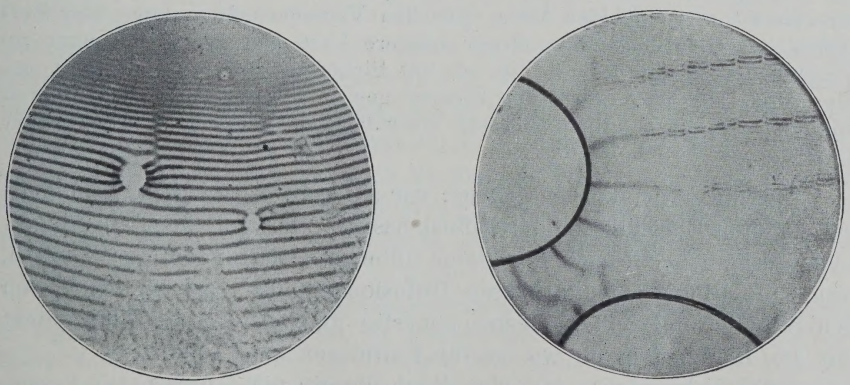

Fig. 20. Einfluß der in der Gelatine eingeschlossenen Luftblasen auf die Zonenbildung; a schwache, b starke Vergrößerung.

dadurch von besonderem Interesse für uns, daß es ihnen gelingt, den Schichtenverlauf der Silberchromatniederschläge völlig zu des-

orientieren und die konzentrische Schichtung lokal in eine radiale zu verwandeln. Die Zonen werden in der Weise abgelenkt, daß sie sich zur Oberfläche der Luftblase senkrecht einstellen. Fig. 20a zeigt diesen Effekt sehr deutlich; Fig. 20b zeigt Teile von zwei benachbarten Luftblasen, deren jede sich mit einem System radial gestellter Chromatstreifen umgeben hat. Bei der größeren der beiden Blasen ist dieser Kranz allerdings unvollkommen; er hat an der Stelle, an welcher der Krümmungsradius der Blase sehr groß wird, eine Lücke. Man könnte vielleicht annehmen, daß die durch Kapillarität veranlaßten Spannungen die Ursache der Richtungsänderung für die Chromatringe abgeben; diese würden durch ihre Abhängigkeit von den in der Gelatine herrschenden Spannungen den „elastikotropen" Mikroorganismen[1]) vergleichbar werden. Diese Annahme ist aber nicht zutreffend; vielmehr wirken die Luftblasen nicht anders als Löcher in der Gelatine, welche den Diffusionsstrom von seiner radialen Wanderungsrichtung ablenken und zu allerhand krummen Umwegen (um die Luftblasen herum) nötigen. Wir werden später noch auf ähnliche Erscheinungen zurückkommen (vgl. Fig. 27).

Der Einfluß des mechanischen Druckes, den irgendeine Last auf die Gallerte ausübt, wurde im Anschluß an diese Beobachtungen wiederholt untersucht und z. B. in der Weise geprüft, daß zu Beginn der Versuche neben den Silbernitrattropfen Deckgläser oder Trümmer von Objektträgern gelegt wurden, derart, daß die Diffusionsringe voraussichtlich sehr bald die belastete Partie der Gelatine erreichen mußten. Es zeigte sich, daß der geringe Druck keinen Einfluß auf die Ausbildung der Ringe hatte; diese entwickelten sich unter den Glasscheiben belastet und „anaërob" ebenso gut, wie an den freien Teilen der Gallerte. Ferner wurde ein Deckgläschen (18 : 18 mm) so stark belastet, daß die 5-proz. Gelatine — die Versuche wurden bei Zimmertemperatur angestellt — an den Rändern des Deckglases wulstartig in die Höhe quoll. Das Gewicht betrug 21 g; schwerere Lasten führten unter gleichen Versuchsbedingungen zum Zerreißen der Gelatine. Auch diese schwere Last rief keine Störungen im Verlauf der Ringe hervor, die ich mit Sicherheit auf die Belastung und die durch sie hervorgerufenen Spannungen in der Gelatine zurückführen könnte. — Auch sämtliche übrigen einschlägigen Versuche führten bisher zu negativen Ergebnissen.

Dieselbe Fremdkörperwirkung, wie sie Luftblasen haben, geht auch von anderen Einschlüssen des Diffusionssubstrates aus; auch die Niederschlagsscheiben, die sich um kleine Silbernitratpartikel bilden, werden, wenn die Ringe eines größeren Diffusionsareales jene erreichen, von den Silberchromatreihen radspeichenartig umstellt, — allerdings nicht mit der Regelmäßigkeit wie es für Luftblasen anzugeben war. —

Schließlich möchte ich eine Beobachtung nicht unerwähnt lassen, die ich nach Auftragen von zwei getrennten Silbernitrattropfen bei un-

1) Vgl. namentlich Jacobsen, Ueber einen richtenden Einfluß beim Wachstum gewisser Bakterien in Gelatine. (Centralbl. f. Bakt., Abt. II., 1906, **17**, 53.)

gefähr gleichmäßiger Entwicklung von zwei Ringsystemen (Kap. III) wiederholt machen konnte. Es zeigt sich alsdann, daß in dem einen oder in beiden Systemen an der inneren Seite sich je zwei Zickzacklinien entwickeln, die zu einer die beiden Diffusionszentren verbindenden gedachten Linie auffallend symmetrisch eingestellt sind. Daß es sich hierbei lediglich um „Zufall" gehandelt haben soll, will mir bei der Häufigkeit, mit der mir die Erscheinung begegnete, nicht recht einleuchten; gleichwohl will ich es unterlassen, mit Vermutungen über ihre Ursachen mich bei ihr aufzuhalten. —

Alles bisher Gesagte bezieht sich auf die Störungen, die wir im Verlauf der Silberchromatschichten wahrnehmen; sehr ähnliche Störungen zeigen nun aber auch die Zonen des „kleinen Rhythmus"; bald mehr, bald minder zahlreich finden sie sich auf allen Platten, ja sogar in den Kapillaren, wenn diese nicht allzu englumig sind.

Mustert man eine Gelatineplatte, so fallen zunächst die feinen, hellen, radialen Streifen auf, die das ganze Diffusionsfeld zierlich mustern (Fig. 21 a); streng radial ist ihr Verlauf allerdings nicht immer, insofern als sie bald nach dem Diffusionszentrum hin, bald in entgegengesetzter Richtung konvergieren, oft sich vereinigen und spalten. Zwischen je zwei Streifen und annähernd senkrecht zu ihnen verlaufen Niederschlagszonen — bald gradlinig oder fast gerade, bald deutlich gekrümmt, meist derart, daß die Konkavität dem Diffusionszentrum sich zuwendet. Die radialen Streifen selbst kommen durch Zickzacklinien zustande, in derselben Weise wie es Fig. 11 und 12 für die Zonen des großen Rhythmus zeigten, oder sind niederschlagfreie Säume (vgl. Fig. 14)[1]). Der Abstand, um welchen die Niederschlagszonen rechts und links von einem radialen Streifen voneinander differieren, schwankt von einem halben Zonenintervall bis zu sehr kleinen Werten (vgl. auch Fig. 14). Die Prüfung dieses Abstandes wird zuweilen dadurch erschwert, daß die Enden der Niederschlagsstreifen längs des radialen Streifens zopf- oder zickzackartig ineinander gesteckt erscheinen (vgl. Fig. 2 a). Der Verlauf der radialen Streifen läßt sich im allgemeinen nicht so leicht auf relativ große Strecken verfolgen wie die analogen Bruchlinien im Verlauf der Silberchromatzonen; nach oben oder unten zu werden die Linien früher oder später sehr undeutlich und markieren sich — nach völligem Ausgleich des Intervalls, das seitlich benachbarte Niederschlagszonen voneinander

1) Handelt es sich um breitgliedrige spitzwinklige Zickzacklinien nach Art der in Fig. 11 gezeigten, so kommen bei gewissen Höheeinstellungen des Mikroskops Bilder zustande, die aber nur bei flüchtiger Beobachtung mit den oben (p. 6) geschilderten und in Fig. 2 a dargestellten verwechselt werden könnten. Es ist wohl hiernach überflüssig, zu betonen, daß die oben geschilderten „Zwischenlinien" nicht durch Uebereinanderliegen von zwei Zonen des kleinen Rhythmus vorgetäuscht werden, sondern durch doppelte Ausbildung von Schattenlinien in der nämlichen Zone zustande kommen.

trennte, — nur noch als sanfte Wellungen im Verlauf der Querbänder (vgl. Fig. 21 b, oben).

Es kommen zwar auch gekrümmte Streifenteile vor, welche dem Diffusionszentrum ihre konvexe Seite zuwenden; der weitaus häufigere Fall ist aber das Gegenteil. Von dem in Fig. 21 a dargestellten Diffusions- und Niederschlagsbild ist demnach ohne weiteres abzulesen, wo das Diffusionszentrum lag. Nachdem Pringsheim (a. a. O.) die Verschiebbarkeit der in Gelatine entstehenden Niederschlagplatten geschildert hat, könnte man vermuten, daß auch die in Fig. 21 sichtbaren Bögen durch

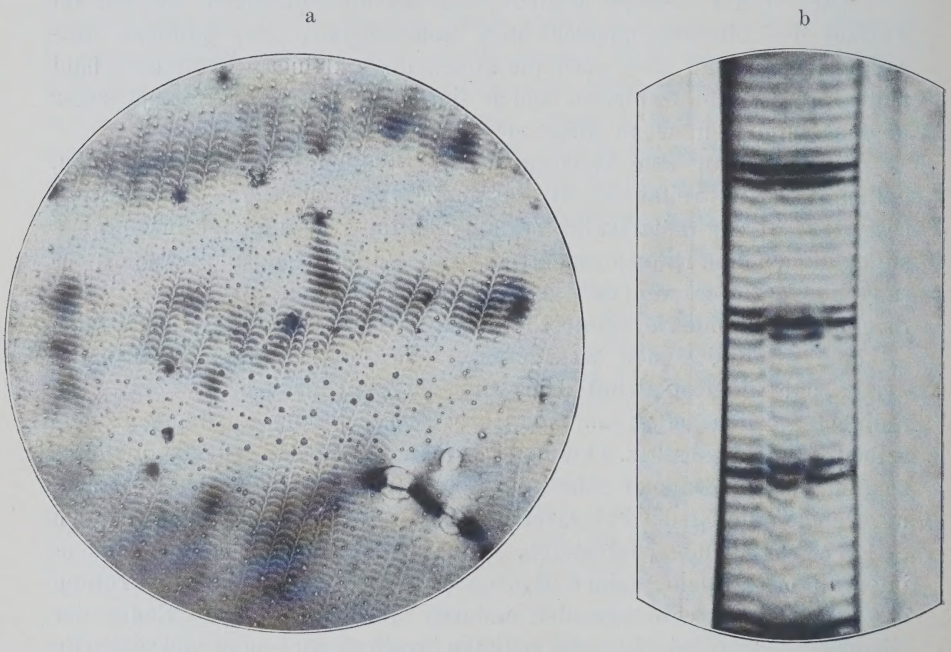

Fig. 21. Störungen im Verlauf der Zonen des kleinen Rhythmus. a) Ausschnitt aus einer Gelatineplatte, b) Teil einer Kapillare.

nachträgliche Verschiebung und Biegung der Niederschlagszonen zustande kämen. In allen Fällen, in welchen ich die Bildung der Bögen unter dem Mikroskop verfolgt habe, sah ich diese jedoch von Anfang an in gekrümmter Form entstehen.

Zählt man in Fig. 21 b die Querzonen ab, die sich zwischen den dunklen Chromatstreifen gebildet haben, so findet man, daß rechts von der Bruchlinie ungefähr 20 Zonen denselben Raum beanspruchen, den links von ihr 21 Zonen füllen; die Intervalle sind also in der Kolumne rechts ein wenig größer als in der Kolumne links. Wenn wir nun mit Ostwald annehmen wollen, daß Konzentrationsänderungen auch Aenderungen im Zonenintervall hervorrufen (s. o. p. 3), liegt es nahe, auch unsere Streifenbildung, soweit sie auf Intervalldifferenzen

zurückgeht, auf ungleiche Verteilung der diffusiblen Stoffe im Diffusionssubstrat zurückzuführen; welche Faktoren nun für die ungleiche, aber gesetzmäßige Verteilung der Reaktionskomponenten und damit auch in letzter Instanz für die regelmäßige Musterung unserer Gelatineplatten usw. verantwortlich gemacht werden sollen, bleibt zunächst noch unklar.

Die Störungen im Verlauf der kleinen und großen Zonenbänder entbehren keineswegs eines kausalen Zusammenhanges: wo die Zonen des kleinen Rhythmus eine Brechung erfahren haben, tritt häufig eine solche auch bei den des großen auf; andererseits können die des großen auch ganz unabhängig von den kleinen einsetzen. —

Die niederschlagfreien Lücken, welche die Niederschlagzonen unterbrechen, liegen ebenso wie die Rupturen in den Niederschlagzonen des großen Rhythmus gesetzmäßig zueinander orientiert: dadurch, daß zahlreiche derartige Lücken in radialer Richtung aufeinander folgen, kommen helle radiale Linien im Diffusionsfeld zustande. Fig. 21 a gibt über ihren Verlauf Auskunft und zeigt namentlich auch, daß diese Linien sich verzweigen, sich nach der Peripherie des Diffusionsareales hin wieder vereinigen und auf diese Weise eine polyedrische Felderung des Diffusionsfeldes zustande kommen lassen. Dieselben Lineaturen entstehen bei Kristallisationsversuchen, z. B. beim Gefrieren einer etwa 10-proz. Gelatine, die man in dünner Schicht auf eine Glasplatte bringt und bei mäßigen Frostgraden gefrieren läßt. In den sphärokristallähnlichen Eisaggregaten, die bei solchen Versuchen oft entstehen, ist nicht nur deutliche konzentrische Schichtenbildung zu erkennen [1]), sondern auch dieselbe Radial-„faserung“ wie in den soeben besprochenen Chromatgelatineplatten. Bei der Eisbildung wird man nun an radialgestellte nadelartige, stellenweise sich verzweigende Kristallindividuen zu denken haben, die das kreisrunde Kristallisationsfeld fächern. Diese Erklärung ist aber den Chromatplatten gegenüber natürlich nicht anwendbar. Die Uebereinstimmung zwischen diesen und den gefrierenden Gelatineplatten ist aber, was die radialen Lineaturen betrifft, eine so sinnfällige, daß ich für beide Phänomene in letzter Instanz eine gleiche Ursache vorauszusetzen geneigt bin. Meine Versuche haben mir bisher keine Anhaltspunkte gegeben, um über die gesuchten Ursachen begründete Vermutungen äußern zu können [2]).

Die Uebereinstimmung der Kristallisationszonen, die z. B. beim Eintrocknen einer natriumphosphathaltigen Gelatine entstehen, mit unseren Silberchromat-Niederschlagzonen zeigt sich nicht nur in der Bildung regelmäßiger Ringe (Fig. 4 a), sondern auch darin, daß dieselben Abweichungen vom Ringschema, die die Niederschläge des Silberchromats uns zeigten, auch beim Natriumphosphatversuch zur Wahrnehmung kommen. Auf alle Einzelheiten, die sich hier zur Sprache bringen

1) Aehnliche Versuche stellte Liesegang an: Deformationen von Gallerten durch Gefrieren. (Zeitschr. f. Chemie u. Industrie d. Koll., 1912, **10**, 225.)

2) Die Gelatinefältelungen, von welchen oben (p. 12, Anm. 4) die Rede war, lassen ebenfalls radialer Lineaturen erkennen (vgl. auch Leducs Abbild. a. a. O.); diese sind aber Risse in der sich faltenden Oberflächenschicht der Gelatine.

ließen, will ich nicht eingehen; ihre Schilderung würde uns zu weit von unserem Hauptthema abbringen. Ich begnüge mich damit, die Uebereinstimmung durch einige Figuren darzutun. Fig. 4 zeigt die Kristallisationszonen im allgemeinen zwar als äquidistante Kurven; bei genauerer Prüfung der Abbildung wird man aber auch Stellen finden, an welchen die Zonen zickzackartig gebrochen sind oder „Verzweigungen" zustande kommen. Wie verschieden selbst bei scheinbar gleichen Versuchsbedingungen die Zonenbildung des Natriumtriphosphats in Gelatine ausfallen kann, lehrt ein Vergleich der oben gegebenen Photographie mit der in Fig. 22 reproduzierten: hier sind die — sehr deutlich polarisierten — Kristallisationsstreifen gegeneinander ebenso verschoben, wie die Silberchromatringstücke es sehr häufig sind (vgl. oben Fig. 14); an der Verwerfungslinie sind die am Rand der Streifenstücke gelegenen Kristallindividuen so orientiert, daß eine ähnliche Zickzacklinie zustande kommt, wie bei den Störungen im Verlauf der Silberchromatzonen (vgl. z. B. Fig. 11 oder 12); vielleicht kommen in beiden Fällen die zickzackartig gebrochenen Linien durch ganz ähnlich gerichtete Molekularwanderungen zustande.

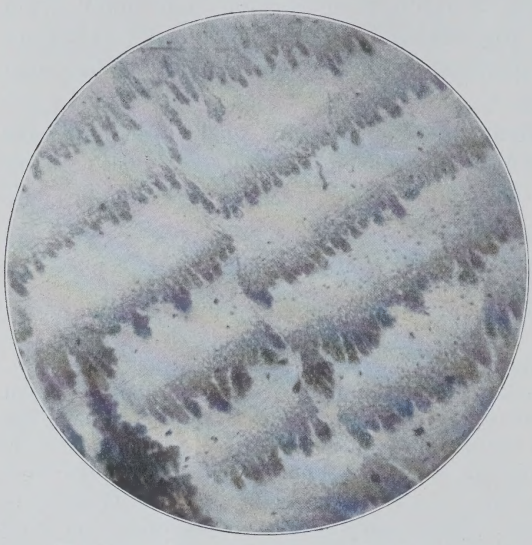

Fig. 22. „Verwerfungen" in Kristallisationszonen (Natriumtriphosphat in 5-proz. Gelatine).

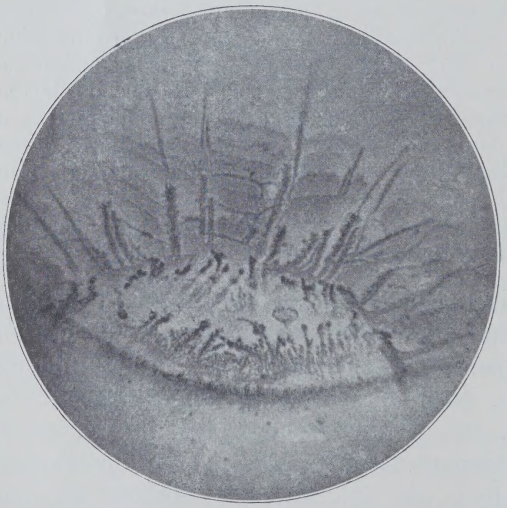

Fig. 23. Bogig verlaufende Stücke der Kristallisationszonen (Natriumtriphosphat in 5-proz. Gelatine).

Fig. 23 zeigt die Kristallisationsringe gleichsam zerlegt in kleine bogenförmig verlaufende Stücke; man vergleiche die Abbildung mit den in Fig. 21 gezeigten Störungen im Verlaufe der Zonen des „kleinen Rhythmus".

Daß ich hier noch einmal auf die mit auskristallisierenden Substanzen gewonnenen Bilder zurückkomme, geschieht hauptsächlich deswegen, weil ich glaube, daß die Vergleichbarkeit eines durch Apposition neuer Kristallisationszonen wachsenden Gebildes mit Bestandteilen der Organismen, insbesondere mit verschiedenen Produkten des Pflanzenkörpers, leichter dargetan werden kann als die Uebereinstimmung zwischen diesen und unseren wachsenden Silberchromatgelatineplatten, die als ein Aggregat ineinander gelegter, loser Ringe äußerlich den botanischen Objekten, auf deren vergleichende Betrachtung es uns ankommt, weniger ähneln als die relativ kompakten Kristallanhäufungen der eintrocknenden Phosphatgelatine, obwohl in allen wesentlichen Punkten nach meiner Meinung auch die Chromatplatten zu einem wohlbegründeten Vergleiche tauglich sind.

Da ich an dieser Stelle auf meine Befunde an Gallertplatten nicht ausführlicher eingehen möchte, als es zur Behandlung unserer biologischen Fragen zunächst erforderlich, wollen wir uns nunmehr dem Vergleich der in vitro beobachteten Strukturen mit den von pflanzlichen Organismen gelieferten zuwenden. —

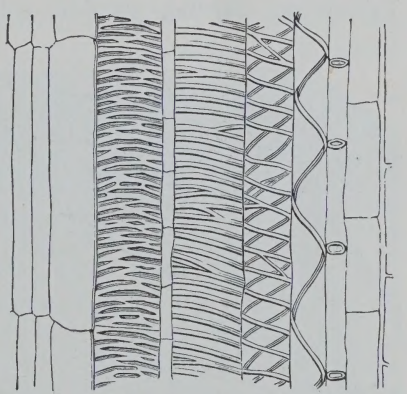

Fig. 24. Ring-, Schrauben- und Netzgefäße (nach HABERLANDT).

Welche Form man der Gallerte gibt, in der sich die uns interessierenden Diffusionsvorgänge abspielen, ist auf die Form der Niederschlagzonen, auch für das Zustandekommen der hier behandelten Form-„Anomalien“ von untergeordneter Bedeutung. Ich stellte Versuche an, bei welchen die Gelatine die Form eines Hohlzylinders aufgenötigt bekam. Das geschah in der Weise, daß in eine kurze Glasröhre, deren Lumendurchmesser 4—5 mm betrug, eine dünnere Röhre oder ein massiver Glasfaden eingeschoben, der Zwischenraum mit Kaliumbichromatgelatine injiziert und das Ganze in Silbernitratlösung gestellt wurde. Für dieselben Zwecke erwiesen sich weiterhin Glasröhren (ca. 5 mm Lumendurchmesser) als sehr geeignet, die mit Gelatine ausgegossen und nach Art der ESMARCHschen Rollkulturen auf der inneren Oberfläche mit dem erstarrenden Gel überzogen wurden. Wie zu erwarten, schlug sich das Silberchromat in Form von Ringen ab, die stellenweise zu flachen Spiralen[1]) wurden oder durch mehrfache Anasto-

1) Um letztere deutlich verfolgen zu können, muß die Dicke der Gelatineschicht ringsherum ungefähr gleich stark sein; an Röhren von ca. 5 mm Lumenweite ließ sich die Beobachtung der Spiralen leichter durchführen als an stärkeren.

mosenbildung zu netzartigen Formen sich verbanden. Ich beschreibe diesen Versuch nur deswegen, weil bei ihm die Uebereinstimmung unserer Niederschlagbilder mit den allbekannten Verdickungsleisten der Tracheïden und Gefäße sinnfälliger sich demonstrieren läßt als an den bisher vorgeführten Plattenversuchen. Die Membranen der Gefäße zeigen einen Wechsel zwischen verdickten und unverdickten Membranstellen, der in allen wesentlichen Zügen mit dem in unseren Chromatversuchen sichtbar gewordenen Wechsel von niederschlagreichen und niederschlagfreien Zonen übereinstimmt; die Verdickungsleisten zeigen in den Gefäßen, wie durch Fig. 24 in Erinnerung gerufen werden soll, die Form von Ringen, die entweder isoliert übereinander liegen oder durch schraubenartig verlaufende Umgänge miteinander verbunden sein können oder die Form von regelmäßigen Schrauben haben, die in Einzahl oder zu mehreren das Lumen der Zelle umkreisen; die Schraubenbänder können sich ferner gabeln, miteinander anastomosieren und netzartige Strukturen zustande kommen lassen (Netzgefäße); bleiben nur enge Felder der Membran dünnwandig, und ist diese im übrigen durchweg stark verdickt, so entstehen Tüpfelgefäße. Alle diese Formen sind uns aus unseren Gallertversuchen her bekannt.

Fig. 25. Gekrümmte und verzweigte Schraubentracheïden aus den Blattspreiten von *Hyoscyamus niger* L.

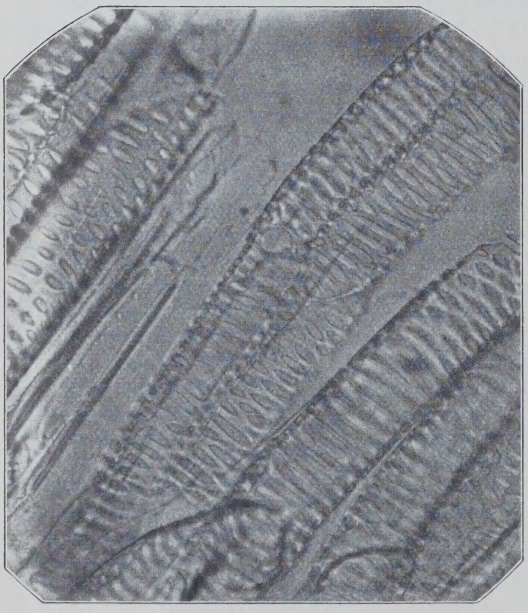

Fig. 26. Netz- und Tüpfelgefäße aus der Achse von *Cereus candicans*.

Die Uebereinstimmung zwischen den Wänden der trachealen Elemente und den Silberchromatniederschlagsgruppen geht bis in die Einzelheiten. An den Spangen der netzförmigen Wandverdickungen

des *Cereus candicans* (Fig. 26) finden wir dieselben Zickzacklinien, wie in unseren Versuchen; diese bestehen entweder aus Gliedern gleicher Stärke oder abwechselnd aus breiten und schmalen (s. oben p. 29). Die Stellen, an welchen in den Zonen und Reifen der Bruch oder die Anastomose sich findet, oder benachbarte Ringe oder Spangen durch breite Zelluloseplatten miteinander verbunden erscheinen, liegen — ich erinnere z. B. an die sogenannten Treppengefäße — oft durch sehr viele Zonen hindurch ebenso genau übereinander wie bei den Chromatversuchen (vgl. Fig. 11 und 12, sowie das zu Fig. 21 Gesagte). Dort wo der Verlauf der Membranleisten an den Gefäßwänden Rupturen irgendwelcher Art aufweist, liegen oft die längsverlaufenden Wände der Nachbarzellen; in vielen anderen Fällen treten die gleichen Diskontinuitäten aber auch unabhängig von den Grenzen der das Gefäß umgebenden Zellen auf. Der Abstand der einzelnen Membranspangen oder der zwischen ihnen liegenden Tüpfel bleibt in sehr vielen Fällen auf weite Strecken hin genau derselbe; daß bei Treppentracheïden oder ähnlichen Zellenformen auf der Membran einer und derselben Zelle sich die spaltenförmigen Tüpfeln in mehreren Kolumnen finden, die durch den Abstand der einzelnen Tüpfel voneinander sich unterscheiden, erinnert uns an die in Fig. 21 b dargestellten Verhältnisse.

Bei der Art der Versuchsanstellung, der wir bei der Erzeugung der Silberchromatringe folgten, ließ es sich nicht vermeiden, daß die Konzentration der Agentien immer geringer wurde, je weiter das Diffusionsareal sich ausdehnte und das Ringsystem wuchs; je geringer aber die Konzentration, desto weiter wurde der Abstand zwischen den Ringen (vgl. oben p. 3). Dieser Befund spricht keineswegs gegen die prinzipielle Vergleichbarkeit der Liesegangschen Ringe mit den Membranspangen der Gefäße. Bleiben die Intervalle der an den letzteren wahrnehmbaren Zonen gleich, so wäre zu folgern, daß die wirksamen Agentien während der Zonenbildung ungefähr gleiche Konzentration behalten; die Annahme, daß jene während des Vorgangs, d. h. während der Ausdifferenzierung eines gleichmäßig quergestreiften Gebildes vom Organismus immer neu gebildet werden und nicht sich nach Bildung einiger Ringe und Zonen zu erschöpfen anfangen, wie bei unseren Versuchen, ist nach meiner Ansicht mit keinen Schwierigkeiten verbunden.

Wenn es auch vielleicht manchem plausibler scheinen sollte, Differenzierungen, wie es die Membranverdickungen der Gefäße sind, in eine Reihe mit den oben geschilderten Kristallisationsphänomenen zu stellen, deren Abstände vielfach auf weite Entfernungen hin keine erheblichen Schwankungen in der Größe des Zonenintervalls erkennen lassen (Zonenbildung in gefrierender Gelatine u. a.), läßt sich doch andererseits die Erklärungsmöglichkeit, daß zwei gegeneinander diffundierende Stoffe im Spiele sind, wie bei den Chromatplatten, keineswegs auf Grund der regelmäßigen Intervalle von vornherein ausschließen. — Das hier Gesagte gilt natürlich auch für zahlreiche andere in der vorliegenden Arbeit geschilderte pflanzliche Strukturen.

Weitere Uebereinstimmungen zwischen den Strukturen der Gefäßmembran und den in vitro erzielten ergeben sich bei Untersuchung allerhand

unregelmäßig gestalteter, gekrümmter oder verzweigter tracheïdaler Elemente. Macht eine Tracheïde eine scharfe Knickung, so erscheinen die Verdickungsspangen radspeichenartig eingestellt; dasselbe Phänomen läßt sich an Kaliumbichromatversuchen studieren, wenn wir den Diffusionsstrom zwingen, der Form des Gelatinesubstrats folgend eine Wendung zu machen; man erreicht dieses Ziel am besten dadurch, daß man die noch flüssige Kaliumbichromatgelatine an ihrem Rande auf der Glasplatte mit einem Hölzchen oder dergl. auszieht, daß sie einen rechtwinkligen Haken bildet. Bei einiger Vorsicht gelingt es, die Gelatine so zu formen, daß der Krümmungsradius ihres Randes an der konkaven Seite nur Bruchteile eines Millimeters beträgt[1]). Läßt man die

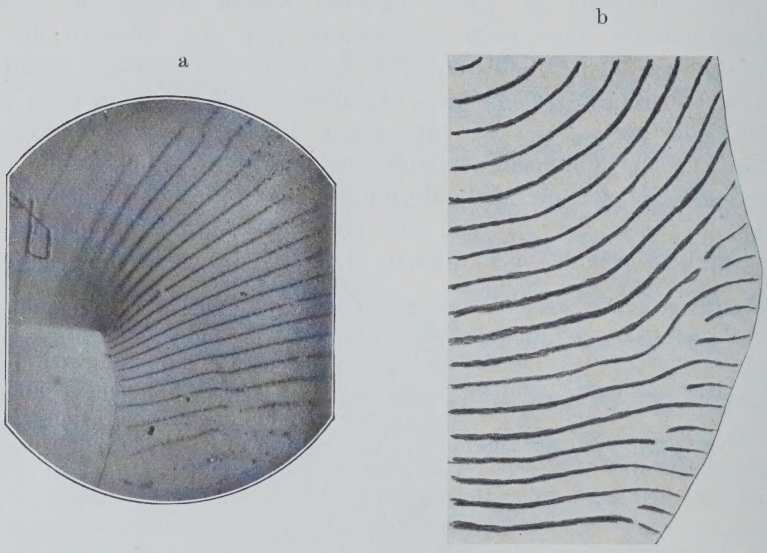

Fig. 27. Radspeichenartige Silberchromatniederschläge in knieförmig gebogenen Gelatinestreifen; a vollkommen ausgebildete Speichenstruktur, b Einschaltung von Streifenfragmenten an der konvexen Seite.

Gallerte nach dem Erstarren von Silbernitratlösung durchströmen, so entstehen dieselben Speichen wie in entsprechend geformten Tracheïden — nur noch in größerer Anzahl als in diesen (Fig. 27 a).

Fig. 27 b zeigt weiterhin, daß in ähnlichen Fällen anstatt der stark konvergierenden Niederschlagstreifen abwechselnd durchgehende

1) Diese Methode ist leichter zu handhaben als die knieförmige Krümmung von Kapillaren; bei letzteren fällt der Krümmungsradius meist erheblich größer aus. Daß auch durch Einlagerung von „Fremdkörpern“ der Diffusionsstrom auf krumme Bahnen geführt werden kann, ist oben (Fig. 20) bei Besprechung der Luftblasen und ihrer Wirkung schon mitgeteilt worden. Weiterhin erwies es sich als praktisch, von erstarrten Gelatineplatten die Gallerte derart abzutragen, daß nur bogenförmige oder sonstwie unregelmäßig gestaltete Streifen stehen blieben, in die dann das Silbernitrat hinein diffundieren mußte.

Streifen und kurze Streifenstücke entstehen können; letztere erscheinen an der Konvexseite interpoliert, so daß eine Füllung der breiteren Wegstrecke erreicht wird, ohne daß das Zonenintervall irgendwo eine wesentliche Verminderung erführe. Es ist nicht schwer, in Längsschnitten durch Gefäßbündel oder beim Durchmustern von Blattspreiten Analoga hierzu bei den Gefäßen und Tracheïden zu finden.

In Blattspreiten mit netzförmiger Nervatur sind schließlich Tracheïden sehr häufig, die sich Y- oder T-förmig verzweigen. Die Membranleisten (vgl. Fig. 25) treffen in diesen und ähnlichen Fällen an der Verzweigungsstelle ebenso zusammen, wie die in Gallerten erzielbaren Kristallisationsstreifensysteme, von welchen im nächsten Kapitel noch die Rede sein wird; es sei schon jetzt auf die Fig. 41 und 42 verwiesen. —

Um eine kausale Erklärung der verschiedenartigen Gefäßmembranverdickungen hat sich bereits Berthold bemüht. Berthold glaubt Ringgefäße und Schraubengefäße vom Standpunkt der Entwicklungsmechanik aus als Gebilde verschiedener Art bewerten zu müssen: „Das Auftreten der ringförmigen Verdickungsleisten der Ringgefäße versteht sich in derselben Weise, wie die Bildung der ringförmigen Zelluloselamelle in den sich teilenden Zellen von *Cladophora*, *Spirogyra* usw., welche in den sich teilenden Zellen von *Craterospermum* ja ebenfalls in Mehrzahl gleichzeitig auftreten.“ — „Wie aber die Formen und die Anordnung der spiraligen Verdickungsleisten mechanisch zu erklären sein werden, mag auch hier wie bei den spiraligen Chlorophyllbändern von *Spirogyra* und *Spirotaenia* dahingestellt bleiben. Mir fehlen dafür bisher alle sicheren Anhaltspunkte. Möglicherweise müssen für die Erklärung dieser Tatsachen, wie vermutlich auch für die so allgemeine Erscheinung der Anordnung der Zellulosemoleküle der Membranen in linksgewundenen Spiralen Kräfte herbeigezogen werden, die in dem festen Aggregatzustande der Zellulosemoleküle begründet liegen. Solche Formverhältnisse mögen vielleicht der Ausfluß eines Kristallisationsbestrebens der Zellulosesubstanz sein, eines Bestrebens, welches sich aber im allgemeinen bei den in der Pflanze gegebenen Verhältnissen nur in sehr beschränktem Maße Geltung zu verschaffen vermag“ [1]).

Bei einem Versuch, die Formen der Gefäße und Tracheïden entwicklungsmechanisch zu erklären, wird, wie ich glaube, diejenige Deutung den Vorzug verdienen, welche alle Gefäßformen auf ein einheitliches Prinzip zurückzuführen vermag. Ring- und Schraubenverdickungen gehen ebenso wie diese und die netzigen Strukturen in den nämlichen Gefäßen fortwährend ineinander über; die Ring- und Schraubengefäße bei einem Versuch zur kausalen Erklärung voneinander zu trennen, wie Berthold es tut, geht meines Erachtens nicht an. Ob die Ent-

1) Berthold, G., Studien über Protoplasmamechanik, Leipzig 1886, p. 264, 265.

stehung der Ringgefäße mit der Bildung eines zentripetal sich entwickelnden Zelluloseseptums, wie es die in Teilung begriffenen *Spirogyra*-Zellen u. a. aufweisen, entwicklungsmechanisch in eine Reihe gestellt werden darf, erscheint mir ebenfalls zweifelhaft — von den der Kernteilung folgenden Vorgängen wird im nächsten Kapitel kurz zu sprechen sein — so daß ich BERTHOLDS Beiträge zur kausalen Erklärung der Gefäßontogenese ablehnen zu müssen glaube.

Die auf den vorangehenden Seiten vorgeschlagene Erklärung will vor allem darauf hinweisen, daß nicht nur die Entstehung des Unterschieds in der Membranbeschaffenheit, wie er sich bei Gefäßen und Tracheïden bemerkbar macht — Wechsel von verdickten und dünnen Teilen — auf einfache Diffusionsvorgänge zurückführbar ist, sondern durch dieselben Vorgänge auch die Formen, welche die unterschiedlich qualifizierten Teile der Membranen — verdickungsfähige und zur Verdickung unfähige Teile — allenthalben im Pflanzenreiche aufweisen, erklärt werden können. Darüber, ob es sich bei der Ausbildung der trachealen Elemente um Diffusionsvorgänge derselben Art handelt, wie in unserer Kaliumbichromatsilbernitratgelatine — oder um ähnliche Molekülwanderungen, wie bei oder vor dem Auskristallisieren eines in einem Gel gelösten Stoffes, muß vorläufig dahingestellt bleiben.

Noch viel weniger lassen sich über die Art der in Betracht kommenden wirksamen Stoffe Angaben machen. Ganz verkehrt oder zum mindesten voreilig wäre es anzunehmen, daß Zellulose selbst in irgendeinem Zustand die Diffusionswanderung zurücklegte oder sonst irgendwie unmittelbar an der Entstehung der Zonen beteiligt sein müsse, da das Resultat der Prozesse aus Zellulosespangen besteht. Zu einer solchen Annahme liegt keine Nötigung vor; vielmehr scheint es mir — ähnliches war schon im I. Kapitel bei Besprechung der Bromeliaceenblätter zu sagen — viel angemessener, anzunehmen, daß die Zellwand auf irgendeinem Wege zonenartig wechselnde Qualifikationen bekommt, derart, daß später, wenn es seitens des Protoplasmas zur weiteren Zelluloseproduktion kommt, immer eine die Zellulose aufnehmende Membranzone und eine unverdickt bleibende, verdickungsunfähige miteinander wechseln.

Daß die in Organismen auftretenden hochmolekularen Verbindungen überhaupt zu derselben Zonenbildung befähigt sind, wie die bei unseren Versuchen verwendeten Stoffe, hat BECHHOLD dargetan, auf dessen Versuche an dieser Stelle hingewiesen sein mag. LIESEGANGsche Ringe entstehen nach BECHHOLD, wenn man z. B. Gelatine plus Serum im Reagensglas erstarren läßt und das Gel mit Metaphosphorsäure überschichtet[1]). Ferner erzielte BECHHOLD ähnliche Effekte, indem er einen Stoff, der bei Beginn der Versuchsanstellung einen

1) BECHHOLD, H., Die Kolloide in Biologie und Medizin. Dresden 1912, 244.

anderen gelöst enthielt, allmählich entfernte: Globulin wurde in kochsalzhaltiger Gelatine gelöst und der erstarrten Mischung durch aufgetragenes Wasser ein Teil der ClNa entzogen; es entstanden gleichmäßig verlaufende Trübungen, zu geschichteten Strukturen kam es aber nicht. — Auch wenn benachbarte Teile eines pflanzlichen Organismus oder Organes keinen Drüsencharakter haben, wird es dennoch erlaubt sein, eine „innere Sekretion", d. h. eine chemische Beeinflussung des einen Teiles durch die Produkte des anderen für möglich zu halten. Namentlich die Erscheinungen, die wir an gezonten Holz- und Rindenkörpern wahrnehmen, und auf die weiter unten ausführlich zurückzukommen sein wird, scheinen mir für diese Annahme zu sprechen. —

Ich möchte bei dieser Gelegenheit einen interessanten von Liesegang angestellten Versuch nicht unerwähnt lassen [1]). Trägt man auf einer Silbernitratgelatine einen Tropfen Chlornatriumlösung auf, so entsteht nach Verbreitung des ClNa auf dem Wege der Diffusion eine kreisrunde, homogen gebaute, d. h. nicht gezonte Scheibe von Chlorsilberniederschlag. Bringt man dann auf die Gallerte ein Körnchen des wasserunlöslichen Silberchromats, so dann lagert sich, wenn die Chlornatriumdiffusion letzteres erreicht hat, das Chlorsilber nun nicht mehr homogen ab, sondern es wechseln Zonen von dichtem Chlorsilberniederschlag und chlorsilberfreie Stellen. „Die Ursache dieser besonderen Strukturierung ist folgende: Ist die Zone des Chlornatriumüberschusses bis zu dem Silberchromatkorn gelangt, so wandelt sich letzteres in Chlorsilber um, denn das Chlor hat eine größere Affinität zum Silber als das Chromat. Bei dieser Umsetzung entsteht zugleich doppeltchromsaures Natron. Während die Silberverbindung unlöslich und deshalb nicht diffusibel war, beginnt das Natriumchromat gleich bei seiner Entstehung zu diffundieren. Jener Teil desselben, welcher auf den Chlornatriumtropfen zuwandert, ist bedeutungslos. Ein anderer Teil wandert aber dem Silbernitrat entgegen und bildet mit diesem neues Silberchromat. Bald aber folgt Chlornatrium nach, zersetzt letzteres, bildet neues Natriumchromat, welches weiter diffundiert, und welches wieder gleiches leistet. So geht dies nun weiter fort." In diesem Falle entstehen also Zonen aus einem Stoffe, der in demselben Substrat unter gleichen Bedingungen sich homogen abgelagert hätte, wenn nicht eine besondere Formgebung durch einen gleichzeitig anwesenden Stoff, der selbst in sehr geringen Mengen wiederholte Male nacheinander wirksam ist, veranlaßt worden wäre. Liesegang vergleicht solche Stoffe mit den chemischen Katalysatoren („Formkatalysatoren"). Künftige Untersuchungen werden zu zeigen haben, ob auch die Zellulose (oder chemische Vorstufen von ihr) durch Formkatalysatoren mit den vorhin geschilderten Resultaten geformt werden kann. —

Ein Wahrscheinlichkeitsschluß ist aber meines Erachtens hinsichtlich des Substrates, in dem sich die hypothetischen Diffusionsvorgänge abspielen, gestattet.

Als „Korrespondenz der Tüpfel" bezeichnet man die Erscheinung, daß verdickte und nicht verdickte Teile einer Wand in beiden Zellen,

1) Liesegang, R. E., Nachahmung von Lebensvorgängen, III. Formkatalysatoren (Archiv f. Entwicklungsmech., 1911, **33**, 328).

welche die Membran voneinander trennt, sich entsprechen. Diese auffällige räumliche Koinzidenz wird ohne weiteres verständlich, wenn wir annehmen, daß die Diffusionsvorgänge, welche die differente Qualifikation benachbarter Partien der Zellulosewand herbeiführen oder vorbereiten, in dem Gel der Membran selbst stattfinden. Diese Erklärung scheint mir einfacher als die von BERTHOLD vertretene, der in der Korrespondenz der Tüpfel „einen Ausdruck der gegenseitigen Beeinflussung der beiden benachbarten Plasmakörper" finden zu müssen glaubt; ferner scheint mir durch sie den eben erwähnten Eigenschaften getüpfelter Wände besser Rechnung getragen zu werden, als wenn man die hypothetischen Diffusionsvorgänge in den Plasmaleib, etwa in die den Zellhäuten anliegenden Hautschichten des Zytoplasmas verlegen wollte.

Die Verdickungsformen, die an den Wänden der pflanzlichen Gefäße und Tracheïden auftreten, finden sich an Zellenformen verschiedenster anderer Art wieder; ich erinnere an die Verdickungsspangen in den Faserzellen der Antheren, die Spiralzellen von *Nepenthes*, die spangenförmigen Verdickungen der Parenchymzellen von *Clusia rosea* L., die Verdickungen im Velamen der Orchideen und den Epidermiszellen der Vacciniaceen, die spangenförmigen Membranleisten vieler Siebröhren, die netzartigen Verdickungen vieler Markstrahlzellen, die Netzzellen in der Testa mancher Umbelliferen, die ring- und schraubenförmigen Verdickungen in den „Wasserspeicherzellen" der *Sphagnum*-Blätter; möglicherweise darf der Vergleich auch auf die Spiralbänder der Lebermooselateren oder gewisse Capillitiumstrukturen ausgedehnt werden.

In demselben Zusammenhang sind schließlich auch noch die „leiterförmigen" Durchbrechungen in den Querwänden der Tracheen vieler Pflanzen zu nennen; die Spangen kommen hier durch lokale Lösung und Perforation der Zellenwand zustande. Ob aber die differente Qualifikation der Zonen einer Wand in ungleich starker Verdickung ihren sichtbaren Ausdruck findet oder durch ungleiches Verhalten gegenüber der zellwandlösenden Zytase, ist für unsere Betrachtungsweise von untergeordneter Bedeutung.

Schraubenstrukturen sind bei Pflanzenzellen weit verbreitet, aber entwicklungsmechanisch keineswegs sämtlich mit den schraubigen Verdickungsleisten der Gefäße auf gleiche Stufe zu setzen (schraubige Mikroorganismen [*Spirillum*, *Spirochaete*, *Gallionella*], schraubige Zellenorgane in der Samenepidermis von *Cuphea viscosissima*[1]), schraubige Wimperreihen an Spermatozoen, schraubige Chromatophoren bei *Spirogyra* u. a., SWELLENGREBELS Chromatinschrauben in Bakterienzellen, „korkzieherartig" gewundene Haare und Myzelfäden; auch der schraubigen Rotationsrichtung strömenden Protoplasmas ist zu gedenken u. v. a. m.). Ob die meist linksgewundene Schrauben-

1) Vgl. namentlich KLEBS, G., Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung (Unters. botan. Inst. Tübingen, 1885, **1**, 583), CORRENS, C., Ueber die Epidermis der Samen von *Cuphea viscosissima* (Ber. d. D. Bot. Ges. 1892, **10**, 143).

struktur, die vegetabilischen Zellmembranen der verschiedensten Art — Stereïden, Markstrahlparenchymzellen, Trichomen u. a. — mit mehr oder minder ausgesprochener Deutlichkeit zukommt, bei kausaler Betrachtung denselben Zusammenhängen zuzuweisen ist, wie die spiralig verdickten Gefäße mag dahingestellt bleiben. Ebenso fraglich scheint mir die Zugehörigkeit der an manchen Eugleninen (*Peranema*-, *Heteronema*-Arten) und anderen Protozoen auftretenden Schraubenstreifungen, ähnlicher Strukturen in der Wand mancher Desmidiazeen, des schraubigen Baues in der Gallerte von *Anthophysa* u. a. mehr. Die Zonenbildung als solche gestattet zwar bei den durch „Differenzierung" streifigen Membranen [1]) wohl ebensogut einen Vergleich mit der bei der Niederschlagsbildung von Silberchromat, bei Kristallisations- oder Ausflockungserscheinungen beobachteten wie die Zonenbildung in spiralig verdickten Gefäßen und Tracheïden; das schraubige Ansteigen der Strukturlinien vermag ich mir aber zunächst nicht mit Hilfe der in vitro beobachteten Diffusionsbilder zu erklären. Jedenfalls ist auffällig, daß neben den soeben genannten Schraubenstrukturen sich keinerlei analoge Ring- und Netzstrukturen finden ließen.

Im Holz von *Vitis vinifera*, *Berberis vulgaris* u. a. sind nach DE BARY die zuerst gebildeten Spiralgefäße rechtsläufig, die später entstehenden linksläufig, und bei *Cucurbita* u. a. kann die spiralige Verdickung in dem nämlichen Gefäß in verschiedenen Höhen des letzteren in entgegengesetzter Richtung verlaufen [2]). Wenn künftige Untersuchungen über die Bedingungen informiert haben werden, unter welchen die in diesem Kapitel geschilderten Unregelmäßigkeiten im Bau der LIESEGANGschen Zonen sich bilden, und insbesondere unter welchen Verhältnissen linksansteigende und rechtsansteigende Schraubenlinien von den Silberchromat-Niederschlagspartikeln gebildet werden, wird vielleicht auch ein Rückschluß auf die Faktoren möglich werden, welche in Pflanzen wie *Cucurbita* die Windungsrichtung der Schraubenbänder in den Gefäßen bestimmen und überhaupt über die Entstehung von Ring-, Schrauben-, Netz- oder Tüpfelgefäßen entscheiden. Daß die hier in Betracht kommenden im Pflanzenkörper wirksamen Bedingungen mit großer Präzision wechseln, geht schon daraus hervor, daß zuerst in jungen Pflanzenorganen Ring- und Spiralgefäße, später Netz- und Tüpfelgefäße entstehen, zuerst also solche, welche den Resultaten eines völlig ungestörten Verlaufs der Zonenbildung in unseren Versuchen entsprechen, später solche von zunehmend kompliziertem Gefüge. Daß auch die Richtung im Verlauf der Schraubenbänder in den Gefäßen gesetzmäßig wechseln kann, war schon zu erwähnen.

Bei dieser Gelegenheit sei darauf hingewiesen, daß auch in der Welt der Anorganismen oft Raumkurven vom Charakter der bei den Lebewesen auftretenden Schrauben experimentell erzielt werden können: ich nenne die schraubenförmigen „Diffusionsfiguren", die MARTINI (1878) bei langsamer Mischung von Alkohol und wässerigen Lösungen von Zucker, Salzen oder anderem erhielt [3]), die Bildung schraubenförmig gewundener Kristalle [4]), die seit VIRCHOW oft untersuchten sogenannten Myelinformen, die zuweilen

1) Vgl. CORRENS, C., Zur Kenntnis der inneren Struktur der vegetabilischen Zellmembranen. (Jahrb. f. wiss. Bot., 1891, **23**, 254.)

2) DE BARY, A., Vergleich. Anatomie d. Vegetationsorgane 1877, 165.

3) Zitiert nach LEHMANN, Molekularphysik, 1888, **1**, 250.

4) Literatur bei TSCHERMAK, G., Ueber gewundene Bergkristalle. (Denkschr. Akad.-Wiss., math.-naturwiss. Kl., Wien 1894, **61**, 365.) Auch LEHMANN, Ueber spiralige und schraubige Kristalle, a. a. O., 375, 376.

schraubig gewunden sich zeigen können[1]); ferner ist hier der schraubig gewundenen Quecksilberoxydulchromatgehäuse zu gedenken, die RHUMBLER herstellte[2]), und schließlich noch der spiraligen Sprungfiguren, die derselbe Autor an eingetrockneten Eiweißschichten beobachtete[3]). Alle diese Phänomene legen Vergleiche zwischen den Strukturen toten Materials und den von lebenden Wesen geschaffenen nahe und sind auch bereits zum Teil zu entwicklungsmechanischen Erklärungsversuchen verwertet worden.

Wir kehren nach diesen Erörterungen über den Bau der Pflanzenzelle zu den Beispielserien zurück, von welchen im ersten Kapitel die Rede war.

Ich betrachte es als eine der wesentlichsten Stützen meiner Hypothese, daß bei allen Gruppen von Streifungsphänomenen, die vorhin zu besprechen waren, neben solche Fälle, in welchen äquidistante Schichten und konzentrische Ringbildung in sorgfältigster Zeichnung zustande kommen, andere gestellt werden können, deren Zonenbildung allerhand „Unregelmäßigkeiten" aufweist — und zwar dieselben, die wir von unseren Versuchen mit totem Material her kennen.

Beginnen wir mit den querstreifigen Blättern. Unübertroffen an Regelmäßigkeit der Zeichnung ist die in Fig. 9 dargestellte *Billbergia zebrina;* die in ihrer Zeichnung mannigfaltigste der mir bekannten Bromeliaceen ist *Cryptanthus zonatus* BEER. Ihre Blattstreifungen sind sehr deutlich ausgeprägt; Unregelmäßigkeiten im Verlauf wiederholen sich orthostichenmäßig durch viele Zonen hindurch mit großer Hartnäckigkeit; Brechungen in den einzelnen Streifen, deren Fragmente um Bruchteile eines Zonenintervalls verschoben erscheinen, sind häufig, und wenn an einer Seite des Blattes die Zonen divergieren, so wird das vergrößerte Intervall durch einen oder mehrere Halbstreifen in derselben Weise gefüllt, wie wir es für die Chromatniederschlagszonen kennen gelernt haben (Fig. 27 b). Fig. 28 bringt einige dieser Formvariationen von *Cryptanthus zonatus* zur Anschauung. Uebrigens sind ganz ähnliche Lineaturen auch schon an der in Fig. 9 dargestellten *Haworthia fasciata* HAW. erkennbar (z. B. an dem Blatt an der äußersten Rechten).

Wie bei den oben genannten Bromeliaceen kommt auch bei *Cryptanthus zonatus* BEER die Streifung durch lokale Häufung der Schüppchenhaare zustande und zeigt sehr ausgesprochene Polarität[4]).

---

1) Literatur und Abbildungen, z. B. bei LEHMANN, O., Die neue Welt der flüssigen Kristalle, 1911, 258 ff.

2) RHUMBLER, L., Der Aggregatzustand und die physikalischen Besonderheiten des lebenden Zellinhaltes. (Zeitschr. f. allgemeine Physiol., 1903, **2**, 183, bes. 265 ff., 283 ff.)

3) RHUMBLER, L., Ueber eigentümliche spiralige Sprungfiguren in Hühnereiweiß, welches auf einer festen Unterlage eintrocknet. (Physik. Zeitschr., 1899, **1**, 40.)

4) Die verschiedenen *Cryptanthus*-Arten verhalten sich hinsichtlich der Zeichnung ihrer Blätter auffallend ungleich. Bei *Cr. Beuckeri* MORR. ist die Streifung ganz

Weiterhin interessieren uns die Laubblätter der Orchideen, deren Besprechung wir auf dieses Kapitel verschoben haben, weil ihre Blattzeichnung in der Mehrzahl der mir bekannten Fälle allerhand Unregel-

Fig. 28.

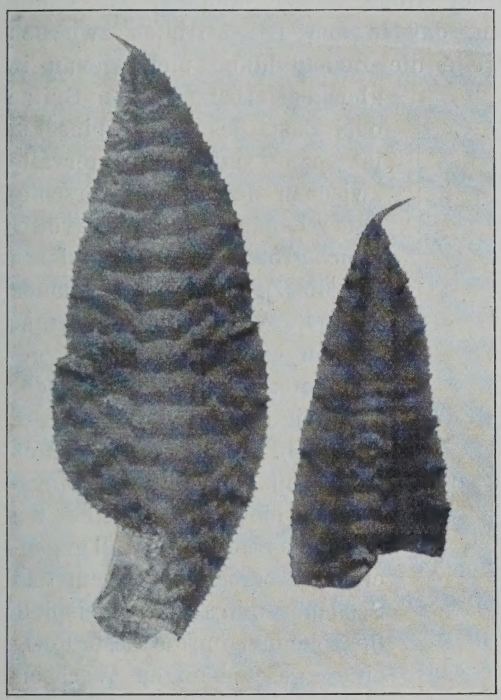

Fig. 29.

Fig. 28. Unregelmäßige Streifungen: *Cryptanthus zonatus* BEER.
Fig. 29. Unregelmäßige Streifungen; Annäherung an Schachbrettstruktur: *Paphiopedilum Lawrencianum* REICH. fil.

mäßigkeiten aufweist. Bei *Cypripedium japonicum* ist die dunkle Querstreifung zwar oft sehr regelmäßig; doch kommen zwischen den parallelen

undeutlich, bei *Cr. undulatus* OTTO et DIELS fehlt sie ganz; die Blätter von *Cr. lacerdae* MORR. sind längsgestreift. Zwar ist auch Längsstreifung von der (durch Diffusion in der Richtung der Nervatur des Blattes entstandenen) Querstreifung ableitbar — ein Gedanke, den die Betrachtung quer- und längsgestreifter Tiere nahe legt (vgl. Kapitel IV); denn es ließe sich annehmen, daß die Querstreifen mehrfach fragmentiert, daß die Fragmentierungen immer an denselben Stellen erfolgt und die einzelnen Fragmentkolumnen zu kontinuierlichen Längsstreifen vereinigt seien; bei den längsgestreiften Blättern der genannten *Cryptanthus*-Art liegt es aber offenbar näher, dieselbe von Diffusionsvorgängen wohl unabhängige sektoriale Verteilung irgendwelcher differenter Qualitäten im Sproßscheitel und in den an ihm gebildeten Blättern anzunehmen, welche bei *Tradescantia, Panicum* und anderen „sektoriale Panachure" bedingt.

Schraffuren auch wieder maschenartig verzweigte Streifungen und andere Abweichungen vom Schema vor.

Sehr lehrreich ist das Verhalten anderer Orchideenarten. So wie bereits für die Nadeln der „Oculus draconis"-Formen oben mitzuteilen war, daß selbst bei zusammengehörigen Nadeln des nämlichen Kurztriebes die Zonen in ungleicher Höhe stehen können, so finden wir auch bei vielen Orchideen, daß in den Längsstreifen zwischen den stärksten Nerven der Spreite die Zonenbildung nicht genau in gleichem Abstande von Spitze oder Basis des Blattes einsetzt, ja sogar daß die Intervalle zwischen den Zonen verschiedener Längsstreifen nicht völlig gleich groß sind. So resultieren für die Zeichnung des ganzen Blattes wiederum die uns bekannten, unregelmäßig gekrümmten, gebrochenen oder verzweigten Querstreifen (vgl. Fig. 29). Sind die dunklen Zonen in benachbarten Längsstreifen eines Organs stets um ein halbes Zonenintervall gegeneinander verschoben, so entsteht Schachbrettstruktur. Beispiele für Zeichnungen, die dieser Form eines gesetzmäßigen Wechsels mehr oder minder nahe kommen, sind bei den Orchideen nicht selten (*Cypripedium*-Arten und Hybride); auch die Brettspielblume *Fritillaria meleagris* L. darf hier wegen ihres schachartig gezeichneten Perigons nicht ungenannt bleiben.

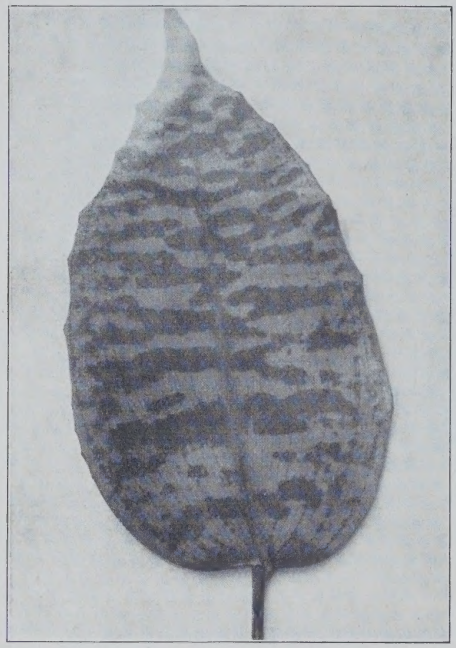

Fig. 30. Unregelmäßige Querstreifung: *Dracaena Goldieana* hort.

Die Streifung der Orchideenblätter hat bei den von uns untersuchten Formen ihren Sitz im Grundgewebe, dessen Zellen zonenweise reichlich und spärlicher mit Chlorophyll ausgestattet sind. Daß wir bei der uns hier leitenden Betrachtungsweise auch Zonenbildungen von anatomisch und entwicklungsgeschichtlich verschiedener Art miteinander vergleichen dürfen, ist schon in Kapitel I auseinandergesetzt worden. — Auch die querverlaufenden Leitungsbahnen, die bei den Orchideenblättern in den dunklen Zonen liegen, widersprechen, wie ich glaube, unserer Deutung durchaus nicht. Deutliche Polarität habe ich bei den Blättern der Orchideen nicht finden können.

Sehr mannigfaltig ist die Zeichnung der Spreiten von *Dracaena Goldieana* hort. Das in Fig. 30 dargestellte Blattexemplar ist gewählt worden, weil die dunklen Streifen bei ihm ganz besonders deutlich dieselben Strukturen wiederholen, die wir auf Kaliumbichromatgelatine erhalten und an den Netzgefäßen der Pflanzen wiedergefunden haben: dieselben Maschen und dieselben Zickzacklinien mit den ungleich stark entwickelten Teilstrecken (vgl. p. 29).

Weitere Beispiele liefern die Niederblätter, Blattscheiden und Blattstiele mancher Araceen (s. oben p. 18).

Schließlich wäre noch auf die Streifung des Perigons mancher Orchideen aufmerksam zu machen. Es sind mir wenige botanische Objekte bekannt, die in der Mannigfaltigkeit ihrer Zeichnung so viel Material für unsere Betrachtungen liefern, wie z. B. die *Odontoglossum*-Arten und -Hybride. Selbst die Blüten einer und derselben Infloreszenz zeigen reiche Abwechslung; die Zeichnungen des Perigons verschiedener Arten gleichen einander schließlich nur darin, daß sie den Gesetzen der Diffusion und der Stoffverteilung, wie sie an den Gelplatten unserer Versuche zum Ausdruck kommen, gehorchen. — Ich begnüge mich mit diesem kurzen Hinweis auf eine Gattung, da ich den an Blütenblättern wahrnehmbaren Zeichnungen demnächst eine eingehende Arbeit zu widmen gedenke; es wird in ihr zu zeigen sein, daß ebenso sehr wie bei den Orchideen auch vielen Labiaten, Scrophulariaceen, Gesneraceen und den Angehörigen anderer Familien gegenüber die an Gelplatten beobachteten Formen zur kausalen Erklärung der an Blüten auftretenden Zeichnungen viel beizutragen imstande sind. Eine entwicklungsmechanische Behandlung einiger hierher gehöriger Erscheinungen wird um so mehr am Platze sein, als diese bisher immer nur vom teleologischen Standpunkt aus behandelt und „final erklärt" worden sind.

Im Gewebebau der Achsen vieler Pflanzen, namentlich der perennierenden, treten sehr zahlreiche Strukturen auf, die durch die Bildung paralleler Schichten oder konzentrischer Zonen gekennzeichnet werden. Mit ihnen wollen wir uns im folgenden beschäftigen.

Das Mark mancher Magnoliaceen, Anonaceen, Ternströmiaceen und anderer[1]) wird als „gefächert" bezeichnet, weil in mehr oder minder regelmäßigen Abständen in das relativ dünnwandige Markparenchym Gewebeplatten von abweichender Beschaffenheit eingelassen erscheinen. Diese Platten bestehen aus sehr dickwandigen Zellen und septieren entweder den Markzylinder in seiner ganzen Breite — oder lassen nur eine unvollkommene Fächerung zustande kommen, indem sie etwa in

1) Vgl. Solereder, H., Systematische Anatomie der Dikotyledonen, Stuttgart 1899, 954; dort auch Abbildung des gefächerten Marks von *Uvaria scabrida* Oliv. (Anonac.).

der Mitte des Markzylinders oder schon vorher ihr Ende finden und ihnen gegenüber auch Kreisplattenfragmente sich angliedern, die zu den Gliedern der ersterwähnten Kolumne opponiert stehen oder — dieser Fall scheint bei der von mir näher untersuchten *Magnolia grandiflora* L. recht häufig einzutreten — mit ihnen „alternieren". Rhythmisch wechselnde Außenbedingungen kommen für die differente Ausbildung der Markgewebsschichten nicht in Betracht; wir werden ihre Bildung als einen Vorgang der Selbstdifferenzierung zu betrachten haben. Der Vergleich zwischen den Marksepten und den auf dem Wege der Diffusion entstandenen Zonen wird uns dadurch besonders erleichtert, daß auch bei dem lebenden Objekt bald kohärente Platten den ganzen Markzylinder fächern, bald Plattenstücke, die gegeneinander in derselben Weise verschoben sind, wie unsere Niederschlagscheiben, deren Intervalle in der gleichen Kapillare rechts und links verschieden weit ausfallen können, wie wir oben (p. 34) gehört haben. Für Fig. 31 ist eine Stelle im Präparat ausgewählt worden, an welcher die Differenz im Zonenabstand besonders ansehnlich ist: rechts kommen auf 1 mm ungefähr 3 Zonenintervalle, links durchschnittlich ungefähr $4^1/_2$.

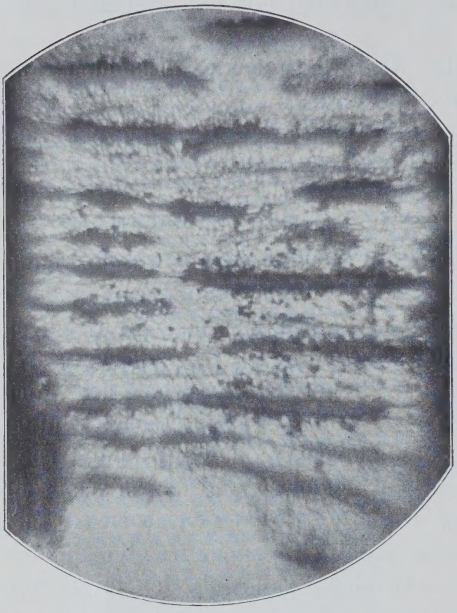

Fig. 31. Gefächertes Mark: *Magnolia grandiflora* L.

Die Zonen im Mark verlaufen senkrecht zur Längsachse der Zweige; die im sekundären Xylem und Phloëm sehr vieler Holzpflanzen sichtbaren Schichtungen verlaufen konzentrisch als Zylindermäntel oder Stücke von solchen um die Längsachse des betreffenden Organs. Auf Zonen dieser Art wird sogleich zurückzukommen sein. —

Läßt man Silbernitrat durch einen kaliumbichromathaltigen Agar [1]) diffundieren, so entsteht ein ganz anderes Niederschlagsbild als bei Verwendung von Gelatine: das Silberchromat fällt diffus aus, höchstens in naher Nachbarschaft (ca. 2 mm Abstand) des Tropfenrandes bildet

1) Ich arbeitete mit 2-, 1-, 0,5- und 0,25-proz. Agar (MERCK); die erwähnte Andeutung einer Ringbildung beobachtete ich nur bei Verwendung von 0,25-proz. Agar.

sich zuweilen ein einziger, schwach ausgeprägter Ring. Die Niederschlagspartikel liegen in den inneren Teilen des Diffusionsfeldes dicht gedrängt und sind sehr klein; je weiter man nach außen zu das Diffusionsfeld mustert, desto größer sieht man sie werden, und desto geringer wird ihre Zahl (pro Flächeneinheit). Im Abstand von ca. 1 cm vom Tropfenrand kann man die einzelnen Partikel, die oft wunderlich knollig-knorrige Gestalten oder kristallinischen Bau annehmen, mit unbewaffnetem Auge leicht wahrnehmen. Niederschlagskörner von 400—500 μ Größe sind nicht selten [1]).

Dieselben Unterschiede, die zwischen einer Gelatine- und einer Agarplatte hinsichtlich der Art des Silberchromatniederschlags bestehen, finden wir bei Untersuchung der in pflanzlichen Organen enthaltenen Calciumoxalatkristalle wieder.

Auf Querschnitten durch die peripherischen Gewebeschichten eines reifen Rezeptakels von *Ficus carica* L. trifft man Calciumoxalatdrusen in wechselnder Menge: ganz außen liegen sie sehr dicht; oft liegen 5, 6 und noch mehr Parenchymzellen, die je eine Druse beherbergen, unmittelbar nebeneinander; je weiter die Zellen vom Rande entfernt sind, um so spärlicher werden die Drusen, und um so größer wird der Umfang der wenigen, die man durch zahlreiche Parenchymzellen voneinander getrennt im Gewebe findet. Es wird der Schluß berechtigt sein, daß die ungleiche Größe der Drusen und der zunehmende Abstand zwischen ihnen durch ganz ähnliche Diffusionsvorgänge und dieselben Wirkungen des Konzentrationsgefälles zustande kommen, die bei den Agarversuchen im Spiele sind [2]).

Wesentlich anders und schwerer zu deuten ist das Bild, welches die Rinde von *Punica granatum* L. uns unter dem Mikroskop zeigt (vgl. Fig. 32): regelmäßig wechseln kristallfreie Gewebsstreifen, die je 1—3 Zellen breit sind, mit kristallführenden Schichten, d. h. mit tangential verlaufenden Zonen, die aus einer oder zwei Reihen drusenhaltiger Parenchymzellen bestehen. In der Figur sind gegen 40 Kristallzonen erkennbar; alte Rinden zeigen noch erheblich mehr Drusenreihen. — Ueber weitere Beispiele für dieselbe Art der Zonenbildung gibt Solereders Handbuch Aufschluß [3]).

1) Beschreibung und bildliche Darstellung ähnlicher Kristallisationsvorgänge, z. B. bei Lehmann, O., Molekularphysik, 1888, **1**, 503, Fig. 275.

2) Mit den Bedingungen, welche auf die Ausbildung der Calciumoxalatkristalle von Einfluß sind, haben sich namentlich Vesque, Observation sur les cristaux d'oxalate de chaux contenus d. l. plantes et sur leur reprod. artif. (Ann. Sc. nat., Bot., sér. V, 1874, **19**, 305); Kny, L., Ueber Kristallbildung beim Oxalat. (Ber. d. D. Bot. Ges., 1887, **5**, 387) und Kohl, F. G., (Kalksalze und Kieselsalze in den Pflanzen, 1889, 22) — zum Teil unter Zuhilfenahme kolloidaler Kristallisationssubstrate beschäftigt.

3) Solereder, H., Systematische Anatomie der Dikotyledonen, Ergänzungsband, Stuttgart 1908, 398.

Auch hier sehen wir noch deutlicher als oben (p. 18, Fig. 6 u. 7) die Zonen unmittelbar durch chemische Qualitätsunterschiede zustande kommen. In anderen komplizierteren Fällen handelt es sich um differente Wachstumsleistungen, um Produktion differenter Zellenformen. Allgemein bekannt sind die Zonen, die durch die tangentiale Reihung der Bastfasern im sekundären Rindengewebe zustande kommen. In der Rinde von *Juniperus, Thuja* u. a. finden sich zarte Ringzonen, die aus mäßig stark verdickten Bastfasern bestehen und nur eine Zellenlage mächtig sind. In der Rinde von *Tilia* finden sich tangential gestreckte, schlittenförmige Bastfasergruppen, die zwar durch schmale oder breite Markstrahlen voneinander getrennt sind, aber in ihrer Gesamtheit gleichwohl deutlich erkennbare Ringzonen bilden. Weitere Beispiele für dieses weit verbreitete Schichtungsphänomen, das übrigens auch in der Rinde vieler Wurzeln erkennbar ist, ließen sich aus den Familien der Cupuliferen, Vitaceen, Rosaceen und anderen erbringen. Der zuletzt genannten Familie gehört auch die in Fig. 33 dargestellte *Quillaja saponaria* Mol. an. Ihre Bastfasergruppen sind bald niedrig, bald hoch; tritt nur spärliche Bildung von Bastfasern ein, so wiederholt sich diese beschränkte Produktion an allen Teilen oder auf weite Strecken des Ringumlaufes ungefähr in gleichem Maße, so daß die Breite der Bastfaserringzonen ungefähr konstant bleibt. — Polare Ausbildung der Ringe habe ich in diesen und ähnlichen Fällen nicht beobachten können.

Fig. 32. Kristallführende und kristallfreie Zonen: Rinde des Granatapfelbaums (*Punica granatum* L.).

Wie die Bastfasern können auch die Siebröhren, in anderen Fällen die Bastparenchymzellen zu schmalen tangentialen Bändern verbunden erscheinen [1]).

1) Zahlreiche Beispiele namentlich bei Möller, J., Anatomie der Baumrinden. Berlin 1882.

Alle diese Bänderungen, die nicht durch einen rhythmischen Wechsel der Außenweltsbedingungen diktiert sein können, sind der Ausdruck irgendwelcher rhythmisch wechselnder innerer Entwicklungsbedingungen; wir können uns vorstellen, daß — ähnlich wie bei Entstehung der Liesegang-schen Zonen — durch einfache Stoffwanderungsvorgänge in dem Zuwachs des sekundären Phloëms konzentrisch-ringförmige Streifen unter wechselnde Bedingungen geraten, welche in dem einen Falle die jugendlichen Abkömmlinge des Kambiums zu Bastfasern, in dem anderen zu Phloëmelementen anderer Art werden lassen. Ueber die Natur der Stoffe, deren lokale Anhäufung die differente Ausbildung der Gewebsanteile bedingt, läßt sich ebensowenig etwas sagen, wie über die bei der Bildung der Gefäßmembran (s. oben p. 42) wirksamen.

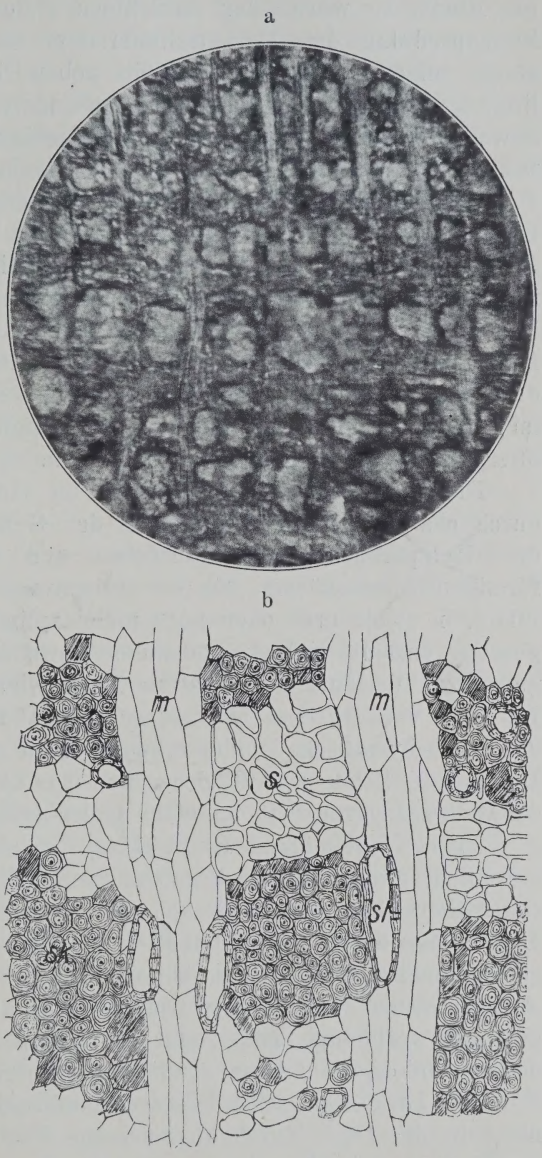

Fig. 33. Konzentrische, aus Bastfasern gebildete Ringe (Ausschnitt aus der Rinde von *Quillaja saponaria* Mol.), a bei schwacher, b bei starker Vergrößerung; *m* Markstrahlen, *s* Weichbast, *sk* Hartbast, *st* Steinzellen (Fig. 33 b aus Karsten-Oltmanns Pharmakognosie).

Auch in den Fällen, in welchen hier von kontinuierlichen Bändern bestimmter phloëmatischer Gewebsanteile die Rede war, werden jene doch von den parenchymatischen Zellenzügen der Markstrahlen unterbrochen. Diese Lücken sprechen meines Erachtens keineswegs gegen die Anwendbarkeit der Diffusionstheorie auf unseren Fall; denn selbst wenn wir annehmen

wollen, daß auch im Markstrahlgewebe dieselben wirksamen Stoffwanderungsvorgänge sich abspielen, wie in den anderen Anteilen der Rinde, so würde der tatsächliche Befund nur beweisen, daß die Zellenprodukte des Markstrahlmeristems auf jene Stoffe und Vorgänge anders reagieren, als die neben ihnen liegenden Abkömmlinge des Verdickungsringes. Bemerkenswert ist auf alle Fälle, daß zuweilen das Markstrahlgewebe an denjenigen Stellen, welche zwischen je zwei Bastfasergruppen liegen, abweichenden Bau erkennen läßt: Steinzellen finden wir in den Markstrahlen von *Quillaja saponaria* Mol. (vgl. Fig. 33 b); bei *Ostrya virginica* L. werden die Markstrahlen bei der Passage durch die Stereïdenplatten hinsichtlich der Kristallisationsform ihres Calciumoxalates beeinflußt [nach Möller[1])] u. dgl. m.

So wie das sekundäre Phloëm kann auch der Xylemkörper aus konzentrischen Zonen sich aufbauen. Von den Jahresringen soll später die Rede sein; zunächst wenden wir unsere Aufmerksamkeit denjenigen im Holze sichtbaren Ringen zu, die im Laufe einer Vegetationsperiode öfter als in der Einzahl gebildet werden.

Die konzentrischen Ringe, die im Holzkörper liegen, kommen durch charakteristische Verteilung der Gefäße, der Holzfasern oder der Holzparenchymzellen zustande und teilen den hohlzylinderförmigen Gewebekörper, den der Holzzuwachs einer Vegetationsperiode bildet, in zwei, drei oder noch mehr zylindrische Anteile — vorausgesetzt, daß die in Rede stehenden Geweberinge in der Regelmäßigkeit ihres Verlaufs den Bastfaserzonen vieler Rinden nahe kommen. Im Holz von *Quercus macrocarpa* und anderweitig sind in der Tat holzparenchymatische Binden erkennbar, die gar nicht selten am ganzen Umfang des Zweiges deutlich nachweisbar bleiben und sich überall von der Jahresringgrenze in ungefähr gleichbleibendem Abstand halten.

Solche regelmäßige Ringbildung ist aber im sekundären Holze erheblich seltener als im Phloëmkörper. Nicht anders als die Liesegangschen Ringe können auch die von Elementen des sekundären Leitbündelgewebes gebildeten allerhand Anomalien aufweisen: statt der zusammenhängenden Ringe können Ringstücke erscheinen, statt der unverbundenen selbständigen Ringe solche, die durch Anastomosen miteinander verbunden sind, oder gar kompliziertes Maschenwerk, aus dessen Linienverlauf kaum noch Ringe „herausgelesen“ werden können. Bei den Liesegangschen Versuchsmaterialien sind wir bisher aber nicht in der Lage, durch angemessene Vorbereitung und Ausführung der Versuche die Bedingungen für Ring- und Zonenbildung willkürlich und planmäßig derart zu variieren, daß ausschließlich unverbundene, regelmäßig ineinander liegende Ringe oder durchweg Netzstrukturen von bestimmter Beschaffenheit der Anastomosen resultieren; bei den

1) Möller, J., a. a. O., 56, Fig. 27.

Organismen hingegen ist die Struktur der betreffenden Ringsysteme, der Maschen usw. durchaus konstant und artcharakteristisch. Gegen die Vergleichbarkeit der von uns verglichenen Strukturgruppen kann aus diesem Unterschied freilich kein Einwand hergeleitet werden; der Unterschied beweist nur, daß die Diffusion derjenigen Stoffe, die im Pflanzenkörper Liesegangsche Zonenbildungen irgendwelcher Art zustande bringen, durch äußere Bedingungen wenig beeinflußt wird — oder daß im Organismus die Bedingungen, die auf die Zonenbildung Einfluß haben, erheblich weniger schwanken als auf dem Laboratoriumstisch [1]).

Bastfasern, die nicht in regelmäßigen, lückenlosen Ringen liegen wie die in Fig. 33 dargestellten, sondern in Ringfragmenten, kommen z. B. in der Rinde von *Rhamnus frangula* L. vor: die Stücke haben nicht nur verschiedene Länge, sondern liegen auch hinsichtlich ihres Abstandes vom Wachstumszentrum bzw. vom Kambium — mehr oder minder weit gegeneinander verschoben, wie es ungefähr unserer Fig. 14 entsprechen würde. Anastomosierende Siebröhrenbänder besitzt die Rinde von *Canella alba* Mussay, ebensolche Kristallbänder die von *Punica* (s. oben) usw.

Mannigfaltiger sind die Bilder, die im Holzkörper sich offenbaren. Mehr oder minder regelmäßige Gefäßringe oder -ringstücke sind im „ringporigen" Holz der *Ulmus*-Arten oft sehr schön entwickelt; ich zählte bis 16 Zonen innerhalb eines Jahreszuwachses. Daß die tangentialen Reihen, die die Zellen des Holzparenchyms bilden, zu kurzen Ringstücken verbunden sind, ist eine sehr häufige Erscheinung. Beim roten Santelholz (*Pterocarpus santalinus* L. fil.) laufen senkrecht zu den Markstrahlen die Holzparenchymbinden durch eine sehr beträchtliche Zahl von Markstrahlenintervallen und keilen sich nach beiden Seiten spitz aus; die Bänder bekommen polaren Bau dadurch, daß auf ihrer dem Mark zugewandten Seite die Gefäße anliegen. Aehnlichen Bau haben ferner z. B. die ganz kurzen tangentialen Holzparenchymbinden des Amarantholzes (*Copaifera bracteata* Benth.), welche die Breite von ein oder zwei Markstrahlintervallen gewöhnlich nicht überschreiten [2]).

Die Parenchymbinden von *Pterocarpus santalinus* L. fil. folgen einander in der Richtung des Radius mit ungleich großen Intervallen und können sich verzweigen. Die Seitenzweige enden blind oder stellen die Verbindung mit anderen Parenchymbinden dar. Aehnliche Beispiele anastomosierender Ringe lassen sich aus der Reihe der Leguminosen

---

1) Betrachtungen über den Widerspruch zwischen der beim „anorganischen Experiment" sichtbar werdenden Formenmannigfaltigkeit und der Formenmonotonie bei gleichartigen Teilen artgleicher Individuen hat Rhumbler angestellt (Der Aggregatzustand und die physikalischen Besonderheiten des lebenden Zellinhalts, Zeitschr. f. allg. Phys., 1903, **2**, 183, bes. 285).

2) Abbildung bei Wiesner, Rohstoffe des Pflanzenreichs, 2. Aufl., 1903, **2**, 32.

noch mehrfach beibringen: bei *Caragana arborescens* Lam. sind es kontinuierliche Gefäßringe, welche miteinander anastomosieren (Fig. 34), bei *Ulex europaea* L. sind es Holzparenchymzellen und Gefäße, die den Holzkörper wie mit einem willkürlichen Maschenwerk gleichsam durchwuchern und das Holz „geflammt" werden lassen.

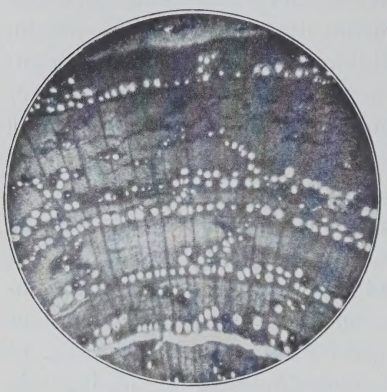

Fig. 34. Anastomosierende Ringe im Xylemkörper (*Caragana arborescens* Lam.).

Ebenso wie die Zonenbildungen in der Rinde sind auch die Bänderungen des Holzkörpers bis zu einem gewissen Grade artcharakteristisch; von den Unterschieden in der Bänderung, die man einerseits im Holz verschiedener Arten entstehen sieht, andererseits in den unter verschiedenen klimatischen Bedingungen erwachsenen Individuen derselben Spezies, bei verschiedenen Zweigen desselben Baumes in verschiedenen Jahrgängen desselben Zweiges, ferner unter normalen und pathologischen Entwicklungsbedingungen, habe ich mich vorläufig nur durch Untersuchungen über die Gattung *Ulmus* informieren können. Auf diese Detailergebnisse und ihre Beziehungen zur Diffusionstheorie kann hier nicht eingegangen werden.

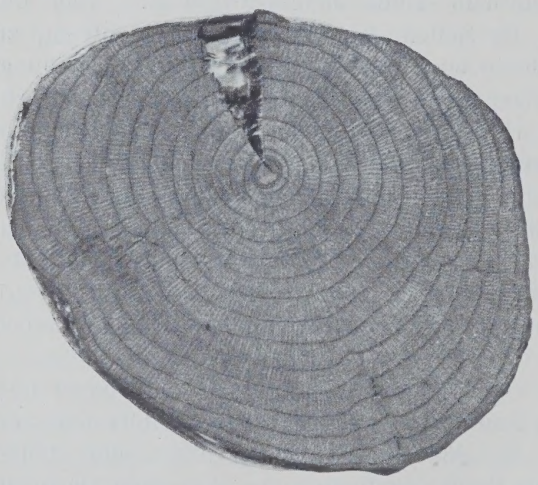

Fig. 35. Abnormes Dickenwachstum; Querschnitt durch den Stamm einer Menispermacee.

Es würde sich empfehlen, von den hier vertretenen Gesichtspunkten aus das sekundäre Dickenwachstum mancher Meeresalgen zu untersuchen. Wie Jönsson zeigte, entstehen bei Rotalgen nicht nur konzentrische Schichtungen, sondern auch „Halbringe", die einerseits an unsere Diffusionsbilder, andererseits an das abnorme Dickenwachstum mancher Lianen erinnern[1]).

Dieselben Linienzüge wie die Ringe der Bastfasern, Holzparenchymzellen usw. lassen z. B. die Korkmeristeme erkennen. Liegen diese

1) Jönsson, B., Beiträge zur Kenntnis des Dickenzuwachses der Rhodophyceen. (Lunds univ. Årsskr., 1890/91, **27**); Oltmanns, Morph. u. Biol. d. Algen, 1904, **1**, 554.

ineinander wie regelmäßig konzentrisch gebaute Liesegangsche Ringe, so spricht der Pflanzenanatom von Ringelborke (*Vitis* u. a.); anastomosieren die Korkmeristeme miteinander, so entsteht Schuppenborke (*Quercus sessiliflora* Sm. u. a.). Sehr deutlich polaren Bau haben die Trennungsphelloide von *Pinus silvestris*, die dem Querschnitt der Borke engmaschige Netzstruktur geben.

Dasselbe gilt schließlich auch von den Verdickungsringen, deren Tätigkeit das abnorme Dickenwachstum von Wurzeln und Aesten bedingt. Die Wurzeln von *Beta* entwickeln Kambien, die ein regelmäßiges System von konzentrischen Ringen darstellen, während für manche Lianen anastomosierende Verdickungsringe charakteristisch sind. Bei der in Fig. 35 dargestellten nicht näher bestimmten Menispermacee[1]) (vielleicht eine *Abuta*-Spezies) und vielen anderen durch abnormes Dickenwachstum ausgezeichneten Lianen, finden wir, wie eine Durchsicht der in Schencks Monographie veröffentlichten Abbildungen lehrt, keine geringen Uebereinstimmungen zwischen dem aus „sukzessiven Gefäßbündelringen" gebildeten Netzwerk und den Diffusionsbildern, die auf chromierten Gelatineplatten sich entwickeln. Daß die Gefäßbündelringe der Menispermaceen in einem von der Außenwelt diktierten Rhythmus entstehen, ist unwahrscheinlich; nach Schenck entsprechen sie jedenfalls nicht den Vegetationsperioden der Gewächse. Ihre Ontogenese ist dieselbe, wie sie für die Niederschlagsringe (oben p. 26) anzugeben war: ihre Bildung „geschieht in der Peripherie des Stammes nicht überall gleichzeitig, sondern beginnt hier und dort und pflanzt sich seitlich weiter entweder auf den ganzen Umfang oder nur auf Ringstücke[2])." Es ist hiernach garnicht erstaunlich, daß auch Spiralen auf dem Stammquerschnitt sichtbar werden können; die in Fig. 35 dargestellte Menispermacee zeigt im Innern anderthalb Umgänge; ähnlich steht es bei dem Querschnittsbild durch die von Schenck[3]) abgebildete, nicht näher bestimmte Dilleniacee (*Doliocarpus* sp.?). An anderen *Abuta*-Stücken zählte ich bis sechs Umgänge. Das in Fig. 35 abgebildete Lianenstück läßt auch noch andere Uebereinstimmungen mit unseren Diffusionsbildern erkennen; man vergleiche die in der Photographie erkennbaren „Rupturen" und Verzweigungen der Gefäßbündelringe mit Fig. 14 und 22.

Die spiraligen Strukturen der Lianenstämme veranlassen mich, an dieser Stelle noch einmal auf unsere einheimischen Bäume zurückzukommen. Im Holz vieler Koniferen wechseln oft sehr auffällig farblose Schichtenkomplexe mit kräftig gelb oder braun gefärbten. Diese

---

1) Das dargestellte Stück entstammt der Sammlung des Botanischen Instituts zu Bonn (leg. Schenck). Vgl. Schenck, H., Anatomie der Lianen. Jena 1903.

2) Schenck, a. a. O., p. 69.

3) Schenck, a. a. O., Taf. III, Fig. 28; vgl. p. 76.

Zonen, die wie konaxiale Zylindermäntel oder Stücke von solchen um das Mark verlaufen, zeigen zu den jährlichen Zuwachsbreiten, von welchen sogleich noch zu sprechen sein wird, insofern Beziehungen, als zuweilen die Jahresringe auch ihre Grenzen bilden. Sehr schön fand ich diese Zonenbildung beim Holz von *Juniperus communis* L.: ein Querschnitt durch den Xylemkörper erinnert in seiner Farbigkeit einigermaßen an die Buntheit der „Drachenaugen" (Fig. 7): bald ist das Frühholz, bald das Spätholz der Träger des Pigments, bald enthält ein Jahreszuwachs eine gelbe Zone, bald deren zwei. Sie verlaufen bald äquidistant als konzentrische Ringe oder Stücke von solchen, bald anastomosieren sie miteinander oder bilden breite Spiralen mit ein oder anderthalb Umgängen um das Markzentrum. Auch hier glaube ich es mit einem Rhythmus zu tun zu haben, der nach Art des Liesegangschen zu erklären sein wird — mit einem derjenigen Rhythmen, bei welchen benachbarte Zonen durch chemische Qualitäten sich voneinander unterscheiden.

Ringe, Ringstücke und Spiralen bzw. Spiralstücke sind schließlich noch die Formen, in welchen sich die Leitbündel der fossilen *Psaronius*-Arten auf dem Stammquerschnitt zeigen[1]); die von ihnen erzeugten „Staarsteine" wollte ich daher hier nicht ganz übergehen.

Weitaus die regelmäßigsten Zonen, die in den Holzkörpern auftreten, sind die Jahresringe. Die Frage ist, ob auch diese in Analogie mit den Liesegangschen Ringen gebracht werden können oder nicht, mit anderen Worten, ob wir die Jahresringe als Produkt der Selbstdifferenzierung, ihre Bildung als eine wenigstens in ihrem Rhythmus von der Außenwelt unabhängige Erscheinung betrachten sollen oder in ihrer Entstehung die rhythmischen Reaktionen des Organismus auf einen äußeren Rhythmus zu sehen haben.

Es liegt zweifellos am nächsten, einen äußeren Rhythmus für die Entstehung der Jahresringe verantwortlich zu machen: in jeder Vegetationsperiode bilden unsere Nadel- und Laubbäume — von seltenen Ausnahmefällen abgesehen — je einen Jahresring, auf dessen Fertigstellung die herbstliche und winterliche Ruhepause in der Dickenwachstumstätigkeit des Kambiums folgt; die Qualität der den Jahresring aufbauenden Xylemelemente wechselt rhythmisch mit den Jahreszeiten und den Wachstumsbedingungen, welche diese für die Pflanze bringen. Ob diese nun unmittelbar auf das Kambium bzw. die von ihm gelieferten Elemente wirken, oder ob der Rhythmus in der Entwicklung des beblätterten Sprosses, des Jahrestriebes es ist, welcher

1) Vgl. z. B. Corda, A. J., Beiträge zur Flora der Vorwelt, Prag 1845, Tab. 42 u. 43; Stenzel, G., Die Psaronien. Beob. u. Betracht. (Beitr. zur Pal. u. Geol. Oesterreich-Ungarns 1906, **19**, 85.)

seinerseits die Rhythmik des Dickenwachstums hervorruft, ist eine Frage, die wir zunächst beiseite stellen dürfen.

Indessen liegen die Dinge doch zu kompliziert, als daß der Rhythmus, der sich in der Jahresringbildung ausspricht, ohne weiteres und unbestrittenermaßen auf einen äußeren Rhythmus zurückzuführen wäre. Bei den Laubhölzern kommt der Jahresring durch qualitativ differente Ausbildung der Xylemelemente zustande; dieselben Zellformen, deren Wechsel also die Grenzen der Jahresringe zustande bringen hilft, finden sich gar nicht selten in ganz ähnlicher Anordnung aber bei den Ringen, die wir vorhin mit den Diffusionsringen verglichen, und die wir gleich diesen als unabhängig von irgendwelchen rhythmischen Einwirkungen der Außenwelt betrachten mußten. Freilich wäre es vorstellbar, daß ganz ähnliche Differenzen in den die jugendlichen Xylemelemente beeinflussenden inneren Bedingungen in dem einen Fall durch Diffusionsvorgänge ohne rhythmisches Mitwirken der Außenwelt zustande kämen, in dem anderen Fall durch Aenderungen in den Außenweltsbedingungen — gleichviel ob solche unmittelbar von der unbelebten Außenwelt her auf den Verdickungsring und seine Abkömmlinge wirken oder von einem benachbarten Pflanzenteil ausgehen, dessen rhythmisches Verhalten und Wirken zunächst als gegeben zu betrachten wäre.

Gegen die Vermutung, auch die Jahresringe könnten nach Art der Liesegangschen Zonen zustande kommen, spricht nun andererseits zunächst der Umstand, daß die Jahresringe stets geschlossene Kurven, wirkliche Ringe darstellen[1]) und nichts von den Rupturen und Verzweigungen erkennen lassen, die wir bei den in Gallerten erzeugten Zonen und den bisher damit verglichenen Strukturen der Organismen angetroffen haben. Das hängt aber offenbar damit zusammen, daß die Jahresringgrenze stets das Ende des Gewebezuwachses bedeutet, der im Verlaufe einer Vegetationsperiode gebildet wird, und — vergleichsweise gesprochen — stets den äußersten Rand des ganzen kreisähnlichen Diffusionsfeldes bildet. Mit anderen Worten: nach Bildung des Spätholzringes wird das Wachstum sistiert. Es ist keineswegs erwiesene Tatsache, daß die Sistierung des Wachstums erfolgt, weil die von der Außenwelt stammenden Bedingungen, die zur Zeit der Spätholzbildung alljährlich verwirklicht zu sein pflegen, sie als Reaktion seitens des sekundär sich verdickenden Pflanzenorgans notwendig machen; vielmehr wäre auch die Annahme zulässig, daß das Wachstum sistiert wird, weil die Bildung des aus Spätholzelementen gebildeten Ringes es inhibiert, und daß die Pause im Wachstum so lange anhält, bis besondere äußere Bedingungen die wachstumhemmende Wirkung des Spätholzringes aufheben; — dieser Effekt pflegt im Frühjahr einzutreten, kann

1) Von den „halben“ Jahresringen, die unter abnormen Entwicklungsbedingungen entstehen, dürfen wir hier absehen.

aber — wie die Erscheinung der „doppelten Jahresringe“ lehrt — noch in dem alten Jahre nach Bildung des Jahresringes erfolgen.

Mit diesem Deutungsversuch soll nur gezeigt werden, daß die Jahresringe keineswegs unbedingt als Reaktionen des Organismus auf einen äußeren Rhythmus angesprochen werden müssen und auch sie vielleicht einem inneren Rhythmus ihre Entstehung verdanken. Daß ich unter solchem inneren Rhythmus weder den Ausdruck eines fast mystischen Zwanges des Protoplasmas zu rhythmischer Betätigung noch den irgendwelcher „geheimnisvoll waltender“ Kräfte des lebenden Zellinhalts verstehe, sondern lediglich die Reaktionen der Zellen auf wechselnde Bedingungen, die aber nicht von außen her wirken, sondern in dem uns interessierenden Organ selbst ihren Sitz haben, und deren Rhythmik vermutlich in ähnlich einfacher Weise zustande kommt, wie die Bedingungen zur lokalisierten Silberchromatfällung in unseren Gallertscheiben, wird nach allem früher Gesagten wohl bereits hinreichend klar sein.

Die Frage, ob die Jahresringe mit unseren Chromatdifferenzierungen ätiologisch gleichgestellt werden dürfen oder nicht, muß noch offen bleiben; so weit ich das bisher geförderte Tatsachenmaterial übersehe, läßt sich zurzeit nicht einmal entscheiden, welche von beiden Möglichkeiten — von außen induzierter oder „innerer“ Rhythmus — als die wahrscheinlichere bezeichnet zu werden verdient. Die Lösung bringen uns vielleicht eine genaue Untersuchung der Tropenhölzer und die experimentelle Behandlung der Frage in Ländern, deren Klima keinen Rhythmus kennt. Vorläufig ist über die Bildung von Jahresringen, Semesterringen oder anderen ähnlichen periodisch entstehenden Ringen im Holz tropischer Gewächse sehr wenig bekannt und darunter nichts, was unsere Frage entscheiden könnte[1]).

Die früher beschriebenen Gelatineplatten lehren uns, daß selbst in Medien, die relativ einfache chemische Zusammensetzung haben, Fällungsrhythmen verschiedener Art — Zonen eines großen und eines kleinen Rhythmus — zustande kommen können (vgl. z. B. Fig. 2a oder 3). Mir ist bisher kein vegetabilisches Objekt bekannt geworden, bei welchen mit einiger Sicherheit zwei oder mehr voneinander unabhängige, d. h. von verschiedenartigen Stoffen bedingte Rhythmen sich hätten nachweisen lassen. Bei der Unklarheit, die über allen die Jahresringe betreffenden Fragen noch liegt, muß es unentschieden bleiben, ob bei den Hölzern, die innerhalb eines Jahreszuwachses fünf, zehn oder noch mehr Zonen irgendwelcher Art (s. oben p. 55) erkennen lassen, von einem ähnlichen Dualismus der Zonenbildung die Rede sein darf, wie er bei den Chromatgelatineplatten nachgewiesenermaßen vorliegt.

---

1) Einige der von Holtermann (Anatomisch-physiologische Untersuchungen in den Tropen, Sitzungsber. Akad. Wiss., Berlin 1902, 656) zusammengestellten Daten sprechen dafür, daß es tropische Bäume gibt, deren Holz ausschließlich Zonen besitzt, die unter dem Einfluß äußerer Bedingungen zustande kommen.

Weiterhin sei hier nochmals an die in Fig. 10 dargestellten und die ähnlichen auf p. 27 beschriebenen Zonenbildungen erinnert, weil durch sie der Erweis gebracht wird, daß selbst bei der Diffusion der nämlichen Stoffe in einer Gelplatte zwei verschiedene Arten von Zonen — wohlausgebildete Ringe und vielfach fragmentierte, reichlich anastomosierende Zonen — gebildet werden können.

Im Anschluß an das Phänomen der Jahresringe, das wir an Gymnospermen und Dikotyledonen studieren können, sei hier eine mit ihm in einer Reihe von wesentlichen Punkten übereinstimmende Eigentümlichkeit niederer Kryptogamen gedacht. Auf Wiesen und auf dem Boden der Wälder treten oft weitgespannte Ringe auf, an welchen die Vegetation auffällig gefördert oder gehemmt erscheint; der Volksmund nennt sie Hexenringe oder Elfentanzplätze. Sie werden durch Blätterpilze hervorgerufen, die ihre Fruchtkörper in kreisförmiger Anordnung produzieren. Den volkstümlichen Terminus hat man auch auf die Ringe übertragen, die sehr viele Pilze bei Kultur auf künstlichen Nährsubstraten dadurch zustande kommen lassen, daß an kreisförmigen Zonen das Wachstum ihres Mycels oder die Ausbildung der Konidien abwechselnd reichlich und spärlich ausfällt; auch Sklerotien und Stromata können in konzentrischen Ringen angeordnet sein. Nur mit den Hexenringen der kultivierbaren Schimmelpilze und ähnlicher Mikroorganismen wollen wir uns hier beschäftigen. —

Der Anblick, den die Kulturplatten mancher ringbildenden Mikroorganismen gewähren, erinnert unbedingt an die Liesegangschen Ringe. Die in Fig. 36 dargestellten Ringe des *Actinomyces annulatus* Beijerinck stimmen mit jenen auch darin überein, daß ihre Intervalle um so größer werden, je weiter sie sich vom Wachstumsmittelpunkt entfernen, und daß sie deutlich polarisiert sind: die meisten Ringe sind nach innen scharf, nach außen unscharf begrenzt. Ob die Doppellinien, welche bei der *Actinomyces*-Platte stellenweise sichtbar sind, mit ähnlichen Erscheinungen der Liesegangschen Silberchromatringe verglichen werden dürfen (vgl. das oben p. 6 über die „Zwischenlinien" Gesagte, sowie Fig. 2a und 3), wage ich nicht zu entscheiden, da ich den merkwürdigen Organismus nur aus Beijerincks Abhandlung und Abbildung[1]) kenne.

Munk hat das Verdienst, zuerst auf die Aehnlichkeit zwischen den Hexenringen der Schimmelpilze und den Liesegangschen Zonen hingewiesen zu haben[2]). Es hat sich herausgestellt, daß Schimmelpilze, die bei Kultur am Tageslicht, d. h. unter dem Einfluß des rhythmischen Wechsels von Tag und Nacht ihre „Tagesringe" bilden, auch bei

---

1) Beijerinck, M. W., Mutation bei Mikroben (Folia microbiol., 1912, **1**, 4).

2) Munk, M., Bedingungen der Hexenringbildung bei Schimmelpilzen. (Centralbl. f. Bakt., II. Abt., 1912, **32**, 353.)

konstanter Temperatur und bei Kultur im Dunkelraum Ringe entstehen lassen, wenn wachstumhemmende Stoffe in der Kultur enthalten sind oder durch die Entwicklung der Organismen in ihr entstehen. Daß nach Bildung des ersten kreisförmigen Sporenstreifens die weitere Sporenbildung diesen nicht in radialer Richtung fortsetzt und verbreitert, sondern erst eine Kreiszone sterilen Mycels zustande kommt, erklärt sich Munk folgendermaßen: „Der Pilz verbraucht beim Erzeugen des ersten Hexenringes sehr viele Nährstoffe, die er teils seinen älteren Hyphen, doch auch vor allem dem Nährsubstrat entzieht. Dadurch nimmt die Nahrung

Fig. 36. Hexenringe des *Actinomyces annulatus* (nach Beijerinck).

an der Stelle, wo der Pilz zu fruktifizieren begonnen hat, mehr und mehr ab. Diese lokale Nahrungsabnahme regt immer neue Hyphenenden zur Konidienbildung an. Der Konidienring wird dichter . . . . . Es sind also immer nur wenig Pilzhyphen, die weiter in das Substrat hinauswachsen. Das Substrat ist aber in der Nähe des Fruchtrings so nahrungsarm, daß für weitere Konidienbildung es nicht ausreicht. Erst in einiger Entfernung vom ersten Hexenring werden also diese weiterwachsenden Hyphen sich verzweigen und ein stärkeres Hyphengeflecht bilden können. Durch die Lebenstätigkeit dieses Mycelgeflechts wird bald wieder Nahrungsmangel im Substrat entstehen, und ein zweiter Hexenring wird sich anlegen“ [1]). Die Tatsache, daß bei konstanten

1) Munk, a. a. O. 359, 360.

Außenbedingungen nur auf alkalischem Agar ($n/_{10}$-NaOH) sich Ringe zeigten, ist nach der Meinung des genannten Autors dadurch bedingt, daß „die relative Anreicherung des Alkali zusammen mit der durch die Lebenstätigkeit des Pilzes hervorgerufenen Nahrungsabnahme“ stärker auf den Pilz wirkt, als die durch die Diffusion im gewöhnlichen Agar erzeugte Nahrungsabnahme allein.

Klebahn [1]) hat beobachtet, daß bei Kultur der *Gnomonia veneta* (Sacc. et Speg.) Kleb. auf Agar + Platanenblätterdekokt der Pilz eine gewisse Anziehung auf die braungefärbten Stoffe in der Nährlösung ausübt; diese sammeln sich in den Ringen an, auf welche die Konidienbildung lokalisiert bleibt. Die von Klebahn unmittelbar beobachtete Absorption spielt höchstwahrscheinlich auch bei der Hexenringbildung anderer, auf farblosen Medien kultivierter Pilze eine große Rolle, und Beijerinck hat bereits das Phänomen der Absorption der Nährstoffe durch Mikroorganismen zu einer Erklärung der Hexenringe herangezogen [2]). Wenn wir annehmen, daß in den Ringzonen, an welchen Konidien entstehen, in radialer Richtung eine ebensolche Wanderung der Nährstoffmoleküle hin stattfindet, wie sie die noch in Lösung befindlichen Teilchen des Silberchromats zu den bereits in fester Form kreisförmig abgelagerten Silberchromatpartikeln zurücklegen, so wird auf die Konidienringe eine ähnliche Verarmungszone folgen, wie sie zwischen je zwei Silberchromatringen liegt, und die Pilzhyphen, die ihrem Trophotropismus und anderen richtenden Faktoren folgend zu den nährstoffreichen Schichten ihres Nährmediums hinwachsen, werden um so später wieder die zur Sporenbildung oder überhaupt zur Bildung eines zweiten Ringes erforderlichen Nährstoffmengen zu ihrer Verfügung haben, je weniger Nährstoffe im Medium enthalten sind: in der Tat hat sich zeigen lassen, daß nährstoffreiche Böden engere Ringsysteme entstehen lassen als nährstoffärmere (*Hypocrea rufa*) [3]); weiterhin wird uns dadurch verständlich, daß bei ringreichen Kulturen die äußeren Ringe größeren Abstand haben als die inneren (vgl. Fig. 36); denn die Stoffreserven, welche in den noch nicht vom Pilze überwachsenen äußeren Teilen der Kulturplatte liegen, werden allmählich erschöpft, indem die Stoffe zentripetal abfließen. Auf demselben Wege läßt sich wohl auch eine Erklärung dafür finden, daß Konidien ihre Ringe meist in engen, umfängliche Sklerotien und Stromata aber in weiten Abständen entwickeln.

Künftige Untersuchungen werden darüber zu belehren haben, ob nicht auch Hexenringe oder ähnliche Erscheinungen wie bei den

1) Klebahn, H., Untersuchungen über einige Fungi imperfecti und die zugehörigen Ascomycetenformen. (Jahrb. f. wiss. Bot., 1905, **41**, 485.)

2) Beijerinck, M. W., Ueber die Absorptionserscheinungen bei den Mikroben. (Centralbl. f. Bakteriol., Abt. II, 1911, **29**, 161.)

3) Milburn, Th., Ueber Aenderung der Farbe bei Pilzen und Bakterien. (Centralbl. f. Bakteriol., Abt. II, 1904, **13**, 129.)

Liesegangschen Versuchen durch Diffusionen innerhalb der Zellreihen des Pilzes selber zustande kommen können [1]). —

Auch bei Thallophyten mit kompakterem Vegetationskörper spielt Zonenbildung, die sich mit der der Hexen- und Jahresringe vergleichen ließe, eine große Rolle. Ob die an den Spreiten der *Udotea Desfontainii* (Lamx.) Dcne wahrnehmbaren Zonen einem äußeren Rhythmus ihre Entstehung verdanken oder nicht, bedarf näherer Untersuchung. Bei dem Zonenbau des Thallus von *Polyporus versicolor* und vielen anderen Polyporeen scheint mir manches für die Annahme eines inneren Rhythmus und für die Vergleichbarkeit der Thalluszonen mit den Liesegangschen Ringen zu sprechen; Untersuchungen hierüber wären erwünscht.

1) Die Erscheinung, daß Hexenringe auch bei Schimmelpilzen sich bilden können, die schwimmend auf Nährlösungen sich entwickeln, ließe sich wohl noch auf die gleiche Weise erklären, wie die auf Gelen erfolgende Ringbildung, da vermutlich zwischen den Hyphen die Nährlösung kapillar hinreichend energisch festgehalten wird; nicht nur in Gelen, sondern auch in Flüssigkeiten können sich in der Tat Liesegangsche Zonen bilden (vgl. Morse und Pierce a. a. O.), wenn die Bewegung der Teilchen in den flüssigen Medien nur auf das erforderliche Minimum eingeschränkt wird.

III.

Abgesehen von unerheblichen Schwankungen stellten die bisher betrachteten Diffusionsfelder Kreise dar, und die in ihnen auftretenden Ringe hatten in allen Teilen ihres Umlaufes von den Nachbarringen gleichen oder doch annähernd gleichen Abstand. Die Versuche lassen sich in der Weise modifizieren, daß die Kreisgestalt des Diffusionsareales aufgegeben und das konzentrische Ringsystem durch ein exzentrisches ersetzt wird.

Daß der diffusible Stoff in einer Richtung schneller in der Gallertschicht vorwärts kommt als in einer anderen, läßt sich leicht und auf verschiedene Weise erreichen. Am einfachsten ist es, man läßt die Kaliumbichromatgelatine „schräg erstarren", wie es in der mikrobiologischen Technik üblich; die Gallertschicht keilt sich dann in der Glasschale auf einer Seite spitz aus. Je dünner die Gelatineschicht, um so schneller kommt das aufgetragene Silbernitrat in der Masse vorwärts: der Wachstumsmittelpunkt der Diffusionszone fällt dann mit dem mathematischen nicht mehr zusammen. Daß die Masse des in der Gelatine enthaltenen Kaliumbichromats dabei das Wesentliche ist, demonstriert man sich dadurch, daß man das Chromat an der einen Seite aus der Gallerte auswäscht, indem man z. B. eine Platte nach dem Auftragen des Silbernitrats mit einem Segment in Wasser taucht; von dieser Seite her wird das Kaliumbichromat ausgewaschen, die Silberchromatringe werden dort weiter. Umgekehrt veranschaulicht Fig. 37 den Effekt einer lokalen Konzentrationssteigerung; auf einer Gelatineplatte wurde zunächst ein Kristall Kaliumbichromat aufgetragen und nach Bildung des braungelben Diffusionsfeldes in dieses der Silbernitrattropfen gesetzt; die Stelle, an welcher der Ringsystemfigur besonders

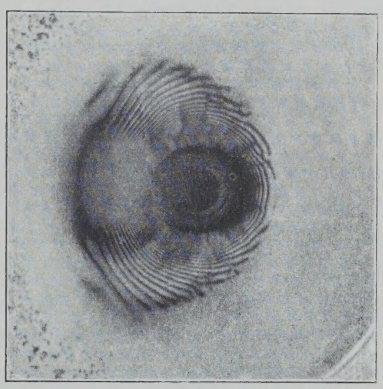

Fig. 37. Deformation des Diffusionsareales und Bildung eines exzentrischen Ringsystems nach lokaler Konzentrationssteigerung.

reichliche Mengen Kaliumbichromat zur Verfügung standen, bleibt an der engen Folge der Zonen kenntlich[1]). Anstatt der Kreise entstehen in diesem und in ähnlichen Fällen geschlossene konvexe Kurven mit einer Symmetrieachse (bzw. Stücke von solchen Kurven).

Durch Varianten in der Versuchsausführung lassen sich nach den angeführten Prinzipien allerhand Formen erzielen, auf die hier näher einzugehen überflüssig sein dürfte. Besondere Beachtung verdient jedoch der Fall, daß das Absinken der Konzentration, dessen Einfluß auf die Form des Diffusionsfeldes wir kennen gelernt haben, durch die Nähe eines zweiten gleichartigen Diffusionsareales verursacht wird. Trägt man z. B. auf der Kaliumbichromatgelatine zwei Silbernitrattropfen nebeneinander auf, so strömt das Kaliumbichromat nach beiden Diffusionszentren ab; die vorrückenden Diffusionsareale werden also auf der Seite, die sie einander zuwenden, weniger Material an Chromat vorfinden als auf der andern, werden auf jener Seite daher sich besonders schnell vergrößern, und so wird die scheinbare „Anziehung" der Diffusionsareale resultieren, welche Liesegang schon wiederholt beschrieben und deren Bedeutung für die Erklärung biologischer Erscheinungen er diskutiert hat[2]). Die Chromatringe, die sich zuerst äquidistant entwickelten, zeigen zwischen den beiden Systemen, sobald diese hinreichend nahe aufeinander zugewachsen sind, sehr viel breiteren Abstand als auf den anderen Seiten.

Beobachten wir weiterhin das Verhalten von zwei oder mehr Diffusionsarealen, die auf einer Platte nebeneinander sich entwickeln, so zeigt sich, daß sie in der Richtung, die die Zentren zweier benachbarter Kreise verbindet, nicht zur Berührung kommen; vielmehr bleibt zwischen den Feldern, welche Gestalt sie auch haben mögen, eine niederschlagfreie Zone bestehen, d. h. eine Zone, welche bereits ihren gesamten Gehalt an Stoffen, welche einen Niederschlag hätten geben können, nach der einen oder anderen Seite hin hat abfließen lassen. Diese niederschlagfreie Zone soll im folgenden als Verarmungszone bezeichnet werden (vgl. Liesegang a. a. O.).

Die Form dieser Zone verdient nähere Betrachtung. In erster Linie ist zu beachten, daß sie nicht eine vollständige und dauernde Separierung der beiden Diffusionsfelder voneinander zustande bringt, sondern daß sie zu einem allseits von niederschlaghaltiger Gallerte umrahmten Felde wird — vorausgesetzt, daß die Diffusion lange genug ihren Fortgang nehmen kann: die strichförmige Verarmungszone wird auf beiden Seiten von niederschlaghaltigen Zonen umschlossen und gleichsam eingekapselt. Sind die beiden Diffusionsareale an chemisch-

1) Auf ähnliche Weise dürfte wohl auch das von Leduc (a. a. O. p. 95, Fig. 17) dargestellte Gebilde zustande gekommen sein.

2) Liesegang, R. E., Nachahmung von Lebensvorgängen, I, II. (Arch. f. Entwicklungsmech., 1911, **32**, 636.)

physikalischer Leistungsfähigkeit einander gleich, so nimmt das Verarmungsfeld die Form des Querschnittes durch eine bikonvexe Linse an, d. h. auf der Linie, welche die Zentren der beiden Diffusionskreise miteinander verbindet, ist sie am breitesten, nach beiden Seiten

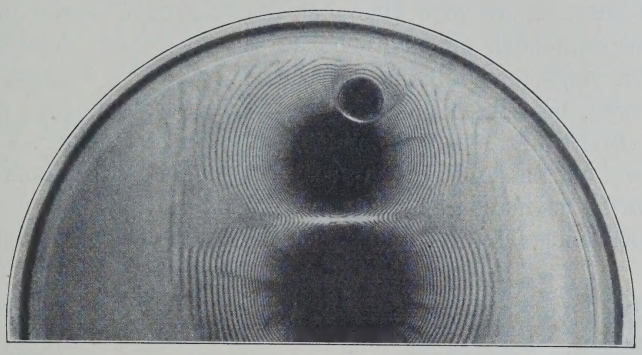

Fig. 38. Verarmungszone zwischen zwei nahezu gleich leistungsfähigen Diffusionsarealen.

verschmälert sie sich. Sind aber die beiden benachbarten Diffusionskreise ungleich stark tätig, hat man z. B. zu Beginn des Versuches zwei Nitrattropfen von ungleicher Größe auf die Gelatine aufgetragen, so nimmt die Verarmungszone mondsichelartige Gestalt an, und zwar derart, daß die Konkavität der Sichel dem kleineren Diffusionskreise sich zuwendet. Diese Konkavität ist aber stets eine sehr flache, d. h. selbst wenn der Diffusionskreis, welchem sie sich zuwendet, nur ganz bescheidene Durchmesserlänge aufzuweisen hat, ist ihr Krümmungsradius relativ groß (vgl. Fig. 39).

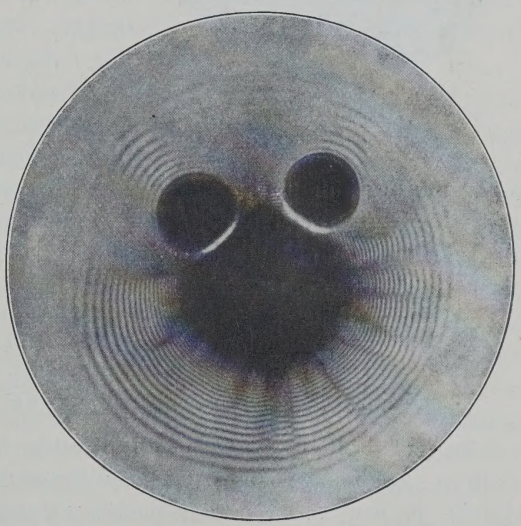

Fig. 39. Verarmungszonen zwischen drei ungleich großen Diffusionsarealen.

Daß die Silberchromatzonen um so weiter voneinander entfernt sind, je geringer die Konzentration der Reagentien im Diffusionssubstrat, war schon mehrfach festzustellen. In der Nähe der „Verarmungszone“ müssen daher, nachdem sich diese „geschlossen“ hat, Chro-

matzonen mit sehr großem Intervall entstehen, während andererseits, und namentlich auf den der Verarmungszone abgewendeten Seiten der Diffusionsfelder, die Ringe schmalzonig weitergebildet werden. Vornehmlich bei den ersten Zonen, die über und unter der Verarmungszone entstehen, wird die Breite eine besonders ansehnliche sein müssen, sie wird aber bei den folgenden Zonen immer geringer und schließlich ungefähr ebenso schmal werden müssen wie an allen Teilen rings um die Diffusionszentren. Wie die Figuren (Fig. 38, 39, 40) zeigen, bestätigen die Versuche unsere Erwartungen; durch die ungleiche Breite der Zonen kommt es allmählich zu einer Abrundung der aus zwei oder mehr Diffusionsarealen bestehenden Systeme. Gleichviel wie diese zueinander geordnet waren, wird es früher oder später zur Bildung eines sie alle umfassenden kreisähnlichen Gesamtsystems kommen müssen — vorausgesetzt, daß die disponiblen Stoffe reichlich genug vorhanden sind, um die Vergrößerung der Diffusionsareale und Ringsysteme nicht vorzeitig zum Stillstand zu bringen. Die Silberchromatzonen stellen schließlich im wesentlichen ein System von Kurven dar, die dem Typus der Cassinischen angehören; sie liegen innerhalb und außerhalb der Lemniskate (vor bzw. nach Berührung der Diffusionsareale).

Fig. 40. Detail aus dem von zwei Diffusionszentren gelieferten Zonenbild.

Ein Detail aus den über der Verarmungszone liegenden ungewöhnlich breiten Zonen ist in Fig. 40 dargestellt; an der Innenseite der beiden benachbarten Ringsysteme sind nicht nur die niederschlagfreien Zwischenräume, sondern auch die Silberchromatbänder selbst breiter als an den Außenseiten. Ich maß in einem Falle:

	Innenseite	Außenseite
Silberchromatbänder	136—153 μ	50— 68 μ
Zwischenräume	200—255 μ	120—136 μ
ganze Zonenbreite	336—408 μ	170—204 μ

An der Stelle, an welcher die breiten Zonenbänder ihre Knickung erfahren, kommt es nicht nur zu allerhand Unregelmäßigkeiten nach Art der in Kapitel II beschriebenen (Maschenbildung wie in Fig. 16, Knickung und Verzweigung wie in Fig. 40), sondern oft auch zu einer Tilgung der Schärfe, welche die Niederschlagbänder an anderen Stellen auszeichnet. So können sich in dem Niederschlagsareal sektorähnliche Keile eingelassen zeigen, an welchen die Schichtung des Silberchromates völlig ausbleibt oder nur ganz unvollkommen und

„verwaschen“ erscheint (Fig. 38); mit ihrer Spitze weisen diese Keile nach der Verarmungszone hin; ebenso wie diese selbst nehmen sie geschwungene Form an, wenn die Diffusionsareale ungleich groß sind (s. o.). Namentlich wenn man das Silbernitrat in Form von zwei sich unter spitzem Winkel schneidenden Strichen aufträgt, kommt es zur Unterbrechung der Silberchromatkurven, derart, daß eine völlig niederschlagfreie, meist sehr schmale Zone den Winkel teilt. Sie halbiert diesen, wenn die beiden strichförmigen Diffusionszentren gleich stark und gleich lange tätig sind; andernfalls nähert sich die niederschlagfreie Zone bald mehr, bald weniger dem einen der beiden Schenkel des Winkels.

Die morphologischen Details, die wir an den erwähnten niederschlagfreien Zonen wahrnehmen, sind vielleicht für den Biologen nicht bedeutungslos: die an jene angrenzenden Enden der Niederschlagskurven sind an ihr häufig nicht nur kolbenartig verbreitert — hierbei ist an Liesegangs Beobachtungen zu erinnern[1]) — sondern nehmen sogar Formen an, die an den Längsschnitt durch einen mit flachem Kopf ausgestatteten Nagel erinnern; werden diese Verbreiterungen besonders stattlich, so schließen sie zu einem lückenlosen Niederschlagsstreifen zusammen: die niederschlagfreie mittlere Zone erscheint dann beiderseits von einer zarten Silberchromatlinie umrahmt.

So wie die Zonen des großen Rhythmus verhalten sich auch die des kleinen: auch ihr Abstand nimmt deutlich zu, so daß schließlich die Streifungen mit unbewaffnetem Auge leicht wahrzunehmen sind (Intervall bis 450 μ).

Ueber das Abrundungs„bestreben“ der Niederschlagszonen kann man sich durch mannigfaltig variierte Versuche Rechenschaft geben lassen. Trägt man die Silbernitratlösung in Form eines Kreuzes auf die Kaliumbichromatgelatine auf, so werden in den Winkeln die Zonenabstände größer ausfallen als in der Nähe der vier Strichenden; denn zwischen je zwei Kreuzarmen wird, da das disponible Kaliumbichromat nach zwei Seiten hin abfließt, seine Konzentration schwächer sein müssen als z. B. in der Nähe der Spitzen des Kreuzes; auch die um ein Kreuz sich bildenden Chromatzonen werden daher sehr bald ihre Konkavitäten ausgleichen und sich abrunden. Aus denselben Gründen wird ein auf die Gelatine aufgetragener Strich schließlich ein kreisähnliches Diffusionsfeld liefern müssen; denn caeteris paribus stehen dem von den Enden des Striches her in die Gelatine diffundierenden Silbernitrat größere Chromatmengen gegenüber als an seinen mittleren Teilen.

Im wesentlichen handelt es sich bei dem Wachstum eines strichähnlichen oder polyzentrischen Diffusionsfeldes um keine anderen Vorgänge als um diejenigen, die Lehmann schon vor mehreren Jahrzehnten

1) Liesegang, R. E., 1907, a. a. O., 45, Fig. 17 und 20, ferner über die bei Diffusionen auftretenden Schichtungen. (Zeitschr. f. phys. Chemie, 1907, **59**, 444.)

an wachsenden Kristallen wahrgenommen hat[1]): Ecken und Kanten des Kristalles sind gegenüber gleich großen Flächenteilen bevorzugt, weil jenen ein größerer Anteil des Kristallisationshofes weiteres Material spendet.

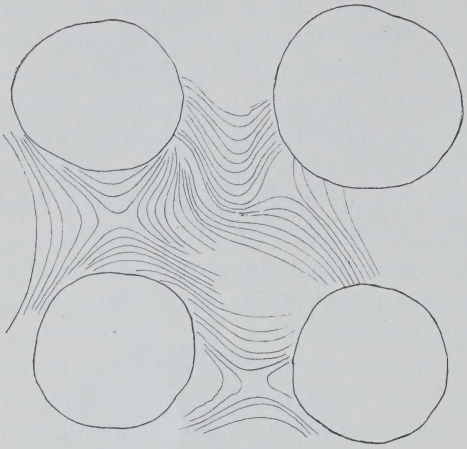

Fig. 41. Kristallisationskurven auf Trinatriumphosphatgelatine.

Wie die Silberchromatniederschlagstreifen verhalten sich im wesentlichen auch die Zonen, die beim Auskristallisieren einer Substanz z. B. des Trinatriumphosphats in Gallerte entstehen. Auch hier werden die Zonen bei wechselnder Konzentration des auskristallisierenden Stoffes ungleich breit ausfallen. Fig. 42 zeigt eine Stelle der nach oben angegebenem Verfahren behandelten Trinatriumphosphatgelatine, an welcher die Kristallisationszonen wie hyperbelähnliche Kurven in vier Scharen zwischen zwei rechtwinklig sich schneidenden Asymptoten verlaufen. Alle Zonen laufen in gleicher Richtung bzw. ähnlicher Krümmung wie die Trocknungsgrenzen der Gelatine; wie mannigfaltig und unregelmäßig diese oft verlaufen, macht die in Fig. 41 wiedergegebene Skizze anschaulich: zwischen den vier aufgetragenen Tropfen treffen an zwei Stellen je vier Scharen hyperbelähnlicher Kurven zusammen, an einer weiteren Stelle drei Scharen ähnlicher Linien.

Fig. 42. Kristallisationskurven auf Trinatriumphosphatgelatine: vier Scharen hyperbelähnlicher Kurven. (Detail aus dem in Fig. 41 dargestellten Kurvenbild.)

Von einem Abrundungs-„Bestreben", wie vorhin, kann aber in diesen Fällen schon deswegen nicht die Rede sein, weil beim Austrocknen, das am Rande beginnt,

1) Lehmann, O., Ueber das Wachstum der Kristalle. (Zeitschr. f. Kristallogr. und Mineral., 1877, **1**, 453.)

zuerst die schwach gekrümmten Kurven entstehen, später die mit kleinem Krümmungsradius. Das Wachstum der Kristallkurvensysteme beginnt an der Peripherie des ganzen Systems; hier bilden sich flach geschwungene Linien. Wenn nun der Eintrocknungsprozeß immer weiter zentripetal fortschreitet, sehen wir die kristallinische Masse sich zwischen die Tropfen, die Stellen maximalen Wassergehalts, gleichsam einschieben; dieses wird dadurch erreicht, daß die neu hinzukommenden Kristallaggregatkurven immer steiler werden, ihr Krümmungsradius immer geringer ausfällt. Es ist sehr reizvoll, unter dem Mikroskop den Fortgang der Kristallisation zu verfolgen und je nach den äußeren Bedingungen, die auf diese wirken, etwa alle 45—60 Sekunden einen neuen Reifen über die alten sich legen zu sehen. Die Abrundung hat, wie ein Vergleich der in Fig. 40 und 41 dargestellten Gebilde ergibt, nichts mit der zeitlichen Folge, in welcher die Niederschlags- und Kristallisationskurven entstehen, zu tun; ob zuerst Zonen mit großem, später solche mit kleinem Krümmungsradius entstehen, oder ob die Entwicklung des Zonensystems umgekehrt erfolgt, hängt lediglich von den Konzentrationsverhältnissen, die in der Gelplatte verwirklicht sind, ab.

Eine eingehende Schilderung dessen, was an eintrocknenden Phosphatgelatinen und bei Verwendung anderer kristalloider Stoffe sichtbar wird, würde uns zu weit führen und kann daher hier nicht gegeben werden.

Pflanzenteile, deren farbige Zeichnung den hier geschilderten exzentrischen Kreissystemen entspricht, scheinen nicht gerade zahlreich zu sein. Ein instruktives Beispiel liefert uns die Zeichnung mancher Samen. Fig. 43 zeigt zwei verschiedenfarbige und verschieden gezeichnete Varietäten: bei der Forellenbohne, von der in den beiden oberen Reihen der Figur verschieden gefleckte Individuen dargestellt sind, laufen die dunklen Striche mehr oder minder deutlich in zwei Ringsystemen über die Testa. Sehr vollkommen sind diese Ringe bei dem mittelsten Exemplar der oberen Reihe entwickelt, minder vollkommen bei seinen Nachbarn; nicht viel mehr als punktförmige Flecke sind an den Exemplaren der zweiten Reihe zu erkennen. Die Ringe liegen derart zueinander, daß sie in der Nähe des Samennabels ihren geringsten Abstand haben; dort wäre also, wenn unser Vergleich der Zeichnung mit den Liesegangschen Zonen zutreffend ist, einer der wirksamen Stoffe in der größten Konzentration vorhanden gewesen, und die Zeichnung der Forellenbohnen würden dem in Fig. 37 dargestellten Ringsystembild an die Seite zu stellen sein.

Die zweite Sorte von Bohnen, die in Fig. 43 dargestellt ist, zeigt keinerlei Ringe, sondern ein gleichmäßig dunkel gefärbtes Feld in der Nähe des Nabels und rings um dieses kurze Streifen und punktförmige Flecke. Bei diesen und ähnlich gezeichneten Bohnen werden

wir — trotz des Fehlens deutlicher Ringe — das Zustandekommen der Zeichnung gleichwohl auf Diffusionsvorgänge zurückzuführen haben, auf die Verbreitung unbekannter wirksamer Stoffe, die im Samen, besonders reichlich am Nabel, vorhanden sind. Daß hier anstatt der Ringe nur ein Wirrwarr von kurzen Streifen usw. zustande kommt, spricht um so weniger gegen unseren Erklärungsversuch, als uns auch von den Silbernitratgelatineplatten her ähnliche Ringtrümmer bekannt sind.

Ueber die Tüpfelgefäße sind im zweiten Kapitel bereits einige Worte gesagt worden. Von unseren Chromatversuchen dürfen diejenigen mit ihnen verglichen werden, bei welchen niederschlag-

Fig. 43. Bohnen mit verschiedenartiger Zeichnung; die obersten beiden Reihen zeigen Forellenbohnen (Stangenbohne „Forelle Wachs"), die untere arabische Stangenbohnen.

freie Stellen zwischen den durch Silberchromat dunkel gefärbten gleichsam ausgespart geblieben sind. In diesen hellen Feldern liegt entweder ein dichter Kern von Niederschlagspartikeln, so daß der helle Hof rings um ihn durch die Verarmung des Areals an Kaliumbichromat ohne weiteres sich erklärt (Fig. 19), oder es fehlt ein derartiger Niederschlagskern (Fig. 13).

Hofbildungen, welche Niederschlagsbildern der ersten Art entsprechen, scheinen im Pflanzenreich weit verbreitet zu sein. Die Verteilung des Anthocyans erfolgt bei manchen Pflanzenorganen in der Weise, daß an bestimmten Punkten ein besonderer Reichtum an dem Pigment sich erkennbar macht und rings um diese eine farbstoffarme oder völlig farbstofffreie ringförmige Zone ausgespart erscheint. Namentlich die Zeichnung der Blüten vieler Pflanzen, aber auch die vege-

tativen Organe liefern uns zahlreiche Beispiele, desgleichen manche Erscheinungen pathologischer Pigmentbildung, auf die ich hier nur kurz hinweisen will. Es wird sich kaum bezweifeln lassen, daß eine zentrale Anhäufung von Farbstoff mit der Bildung einer ringförmigen Verarmungszone in unmittelbarem ursächlichen Zusammenhang steht — auch wenn es nicht das Anthocyan selber ist, das wandert und sich lokal anhäuft, sondern ein seine Bildung befördernder oder ermöglichender Stoff vorausgesetzt werden muß. Analoge Deutung ist vielleicht auch den Hoftüpfeln gegenüber insofern am Platze, als in der Mitte ihrer Schließhaut eine Anhäufung von Zellwandsubstanz, eine lokale Membranverdickung sich findet und rings um sie, den sogenannten Torus, eine ringförmige unverdickte Hautzone.

Ausführlicher soll über die auffallend regelmäßigen polygonalen Tüpfelbildungen gesprochen werden, die sich bei den Gefäßen vieler Gewächse finden. Fig. 44 stellt einige Zellenanteile aus einem Längsschnitt durch das Holz von *Acer Pseudo-platanus* dar; die Gefäße zeigen wenigstens stellenweise die polygonalen Tüpfel hinreichend deutlich.

Berthold sagt von den gehöften Tüpfeln, man könne sie auffassen „als mehr oder weniger vollständig überdeckte peripherische Vakuolenräume, die je nach den im Plasmakörper ausgebildeten Symmetrieverhältnissen kreisrunde oder mehr elliptisch in die Länge gezogene Formen darbieten[1])". Sollte auch den in Fig. 44 dargestellten und ähnlichen Tüpfelbildungen gegenüber eine solche Erklärung zulässig sein, so müßte der Verlauf der Seiten der Polygone den Plateau-Quinckeschen Gesetzen gehorchen, insofern die Struktur der Wand den Bau der ihr anliegenden schaumigen Plasmaschicht zum Ausdruck bringt. Die Verbindung und Umgrenzung der Polygone zeigt aber bei näherer Betrachtung, daß zwar hier die Membran eine schaumähnliche Struktur angenommen hat, daß aber die Polygonseiten mit ihrem Verlauf anderen Gesetzen gehorchen, als es die Kanten der einen Schaum aufbauenden Polyeder tun[2]).

Liesegang hat gezeigt, daß dann, wenn man auf eine Gelatineplatte mehrere Tropfen einer Lösung aufträgt, die mit den in der Gelatine enthaltenen Stoffen deutliche Niederschläge gibt, polygonal gestaltete Diffusionsfelder entstehen[3]); zwischen je zwei Diffusionszentren bilden sich im wesentlichen ganz ähnliche, strichförmige Ver-

1) Berthold, a. a. O., 264.

2) Um das flächenhafte Gebilde, welches unsere getüpfelte Gefäßwand darstellt, mit dem dreidimensionalen Polyederaggregat eines Schaumes besser vergleichen zu können, denke man sich den letzteren zwischen zwei parallelen Ebenen (Glasplatten) von geringem Abstand entwickelt. Alle Polyeder haben dann die Form sehr niedriger Prismen, deren Querschnittsformen wir mit unseren Tüpfeln vergleichen dürfen.

3) Liesegang, R. E., Nachahmung von Lebensvorgängen II: Zur Entwicklungsmechanik des Epithels. (Arch. f. Entwicklungsmechanik, 1911, **32**, 651.)

armungszonen, wie zwischen den in Zweizahl entwickelten Diffusionsfeldern der Fig. 38.

Sind die Tropfen, die auf die Gelatine aufgesetzt worden sind, gleich groß und gleich wirksam, so liegen die niederschlagfreien hellen Striche in der Mitte zwischen je zwei Diffusionszentren. Liegen drei Diffusionszentren zueinander so orientiert, wie die Ecken eines gleichseitigen Dreiecks, so entstehen drei helle Zonen, die sich in einem Punkte unter Winkeln von 120° schneiden. Liegen vier Diffusionszentren einander gegenüber wie die Ecken eines Quadrats, so schneiden sich die strichförmigen Verarmungszonen im Mittelpunkt des Quadrats rechtwinklig. Es ist in das Belieben des Experimentators gestellt, fünf, sechs und noch mehr Verarmungszonen in einem Punkte sich vereinigen und ebenso viele polygonale Diffusionsfelder mosaikartig sich um einen Punkt gruppieren zu lassen.

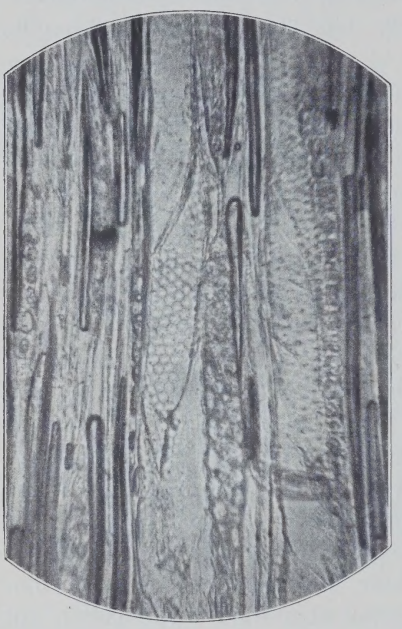

Fig. 44. Polygonal getüpfelte Gefäßmembranen *(Acer pseudoplatanus)*.

Liesegang hat auf die Aehnlichkeit dieser Polygonalfelderungen mit Zellennetzen aufmerksam gemacht und hat die künstlich erzeugten Bilder mit der Zellenstruktur der Epithele verglichen, ohne sich den Schwierigkeiten zu verschließen, die die Ontogenie der den Organismen entstammenden Objekte einem für die Entwicklungsmechanik fruchtbaren Vergleich der Gewebe mit den in vitro erzeugten Gebilden in den Weg stellt.

Die hier in Rede stehende Tüpfelung der Gefäßmembranen zeigt uns, wie ich glaube, daß in einwandfreier Weise und ohne umständliche Hilfshypothesen das Verhalten der polyzentrischen Diffusionsfelder zur kausalen Erklärung einer bei Organismen gefundenen Struktur nutzbar gemacht werden kann.

Es ist ohne weiteres klar, daß die in den Diffusionsplatten auftretende Felderung dem Netzwerk der Schäume, die den Plateau-Quinckeschen Gesetzen gehorchen, außerordentlich ähnlich, ja ihr gleich werden kann, aber keineswegs ihr immer gleich oder auch nur ähnlich sein muß. Die Lamellen eines Seifenschaums sind stets so orientiert, daß je drei in einer Kante sich schneiden, während in den durch Diffusion erhaltenen Polygonnetzen beliebig viele Felder in einem Punkte zu-

zusammentreffen können. Die Winkel zwischen je drei in einer Linie sich schneidenden Flächen sind stets derart, daß je zwei einander gleich sind; auch dieses Gesetz findet bei unseren Objekten keine Bestätigung. Es hängt lediglich von der Lage der Diffusionszentren auf der Gelatine ab, ob seifenschaumähnliche Figuren oder ganz anders geartete in Erscheinung treten.

Dasselbe gilt für die auf den Gefäßmembranen von *Acer pseudoplatanus* u. a. sichtbare Netzstruktur; die Photographie (Fig. 44) gestattet wohl, einige Stellen der getüpfelten Membran herauszufinden, welche mit Fig. 45 a und b im wesentlichen übereinstimmen: mit Fig. 45 a ist ein Ensemble von Diffusionsfeldern dargestellt, welches

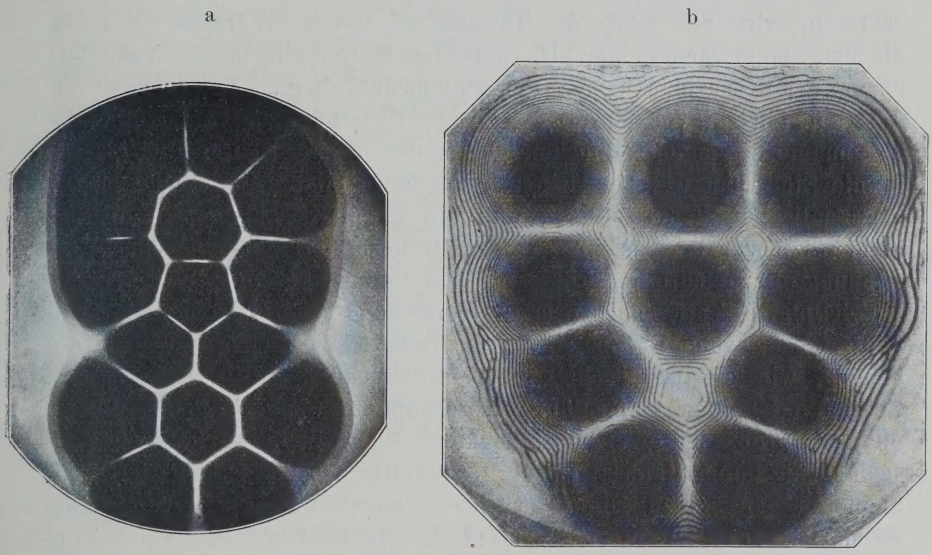

Fig. 45. Polyzentrische Diffusionsfelder. Links ein polyzentrisches Diffusionsfeld von schaumähnlicher Struktur, rechts ein von Schaumstruktur abweichendes.

einem Plateauschen Lamellennetz sehr ähnlich ist; bei Fig. 45 b ist eine Partie wiederholt, die schon wegen des Zusammentreffens von vier Grenzlinien nach den Plateauschen Prinzipien nicht völlig erklärt werden kann. Hiernach wird es zulässig sein, die Felderung der Gefäßmembranen als eine Diffusionswirkung anzusprechen. Aus dem Gesagten geht wohl bereits mit hinreichender Deutlichkeit hervor, daß die Diffusionstheorie nur die Umrißformen der Polygone erklären kann; welche Faktoren die Lage der Diffusionszentren und ihre Zahl bestimmen, bleibt unerklärt.

Die Aehnlichkeit der polyzentrischen Diffusionsfelder mit vegetabilischen Zellnetzen ist zu groß, als daß sie übersehen werden könnte.

Seitdem Errera und Berthold auf die zwischen pflanzlichen Zellennetzen und den Seifenschäumen bestehenden Aehnlichkeiten hingewiesen haben, ist die Frage, ob und in wieweit die Plateau-Quinckeschen Gesetze uns die Ontogenese des Zellennetzes erklären helfen können, wiederholt in der botanischen Literatur diskutiert worden [1]). Dabei ist keineswegs übersehen worden, daß in nicht wenigen Fällen die Richtung der Querwände im Pflanzenkörper den Plateauschen Gesetzen nicht gehorcht [2]); ähnliche Abweichungen wurden auch bei tierischen Zellen gefunden [3]). Es wäre zu erwägen, ob jene Abweichungen bedingt sind durch die Faktoren, welche bei den polyzentrischen Diffusionsfeldern der Gelatineversuche gestaltend wirken.

Bei allen Versuchen, die Lage der Wände im Pflanzenkörper zu erklären, wird vor allem der Tatsache Rechnung zu tragen sein, daß die neue Querwand in der sich teilenden Mutterzelle in der Aequatorebene der Kernspindel, des Phragmoplasten, liegt. Vergleichen wir die jugendlichen Tochterkerne mit den Mittelpunkten von zwei nahe beieinander liegenden Diffusionsfeldern der oben beschriebenen Art, so ist die Stelle, an welcher sich die stäbchenförmigen Verdickungen der achromatischen Fasern bilden und die Zellplatte entsteht, mit denjenigen zu vergleichen, an welcher in unseren Versuchen die „Verarmungszone“ sichtbar wird. Wie die Verarmungszone, wächst auch die Zellplatte zentripetal; wie die Verarmungszone, ist auch die Zellplatte eben, wenn es sich um zwei gleich wirksame Diffusionszentren handelt, wie es zwei Tochterkerne im allgemeinen sein dürften; die Zellplatte ist kugelsegmentähnlich gekrümmt, wenn die beiden Kerne ungleich groß sind wie im Pollenkorn: ebenso wie bei unseren Versuchen mit totem Material ist die Konkavität der Verarmungszone dem kleineren der beiden Diffusionszentren zugewandt, ihr Krümmungsradius ist auch hier meist größer als ihr Abstand von dem ihrer Konkavität zugewandten Diffusionszentrum.

Den Zellenkern mit einem Diffusionszentrum zu vergleichen, wird wohl niemandem ein allzu gewagter Versuch erscheinen. Daß nach den von Liesegang beobachteten und in den vorliegenden Blättern von neuem erläuterten Gesetzen zwischen beiden Zentren eine Verarmungszone entstehen kann, die sich chemisch von ihrer Nachbarschaft unterscheidet, und die ein chemisch differentes Schicksal im Verlauf

1) Es liegt hier kein Grund vor, auf die einschlägigen Arbeiten kritisch einzugehen oder auch nur zu nennen; ich verweise auf K. Giesenhagens Studien über die Zellteilung im Pflanzenreiche (Stuttgart 1905), in welchen die frühere Literatur sich angeführt findet.

2) Zimmermann, K., Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzellen, 2. Heft, Tübingen 1891.

3) Vgl. Roux, W., Ueber die Selbstordnung (Cytotaxis) sich berührender Furchungszellen des Froscheies usw. (Arch. f. Entwicklungsmechanik, 1896, **3**, 436.)

der weiteren Entwicklung erfahren kann, ist eine durchaus ungezwungene Folgerung. Zu untersuchen bleibt, ob und in welchen Fällen das Zellennetz, das in den Pflanzenorganen vorliegt, dem Bau eines polyzentrischen Diffusionsareales entspricht. Die Beobachtungen, die andere Autoren und ich an normal entwickelten und pathologisch verändertem Material angestellt haben, führen mich zu der Folgerung, daß zusammen mit den von PLATEAU studierten Gesetzen die von LIESEGANG gezeigten formalen Uebereinstimmungen zwischen Epithel und Diffusionsfeldern die Lage der Membranen im Zellennetz der Pflanzen uns in vielen Beziehungen kausal verständlich zu machen geeignet sind. Eine ausführliche Behandlung der Frage muß auf spätere Gelegenheit verschoben bleiben. —

Schaumähnliche Netzstrukturen, die den für Tüpfelgefäße hier beschriebenen mehr oder minder ähnlich sind, finden sich an der Oberfläche vegetabilischer Gebilde der verschiedensten Art wieder; ich erinnere an die durch Leistenbildung hervorgerufene polygonale Felderung, welche die Testa vieler Samen erkennen läßt (Papaveraceen, Cruciferen u. a.; sehr schön z. B. bei *Papaver somniferum* L.). Nähere Untersuchungen an reifenden Samen werden zu erweisen haben, ob ein Vergleich der Felderung mit unseren Diffusionsbildern zulässig ist oder nicht. Leisten und andere Skulpturen, die ähnlichen Verlauf haben wie die farbigen Streifen der Forellenbohnen (Fig. 43) und zum Hilum ebenso orientiert sind wie jene, kommen bei Samen nicht selten vor.

An den polygonalen Felderungen, welche die Exine vieler Sporen auszeichnen, habe ich bisher ebenfalls keine Untersuchungen angestellt. —

Noch mehr als die konzentrisch geschichteten Niederschlagsgebilde (Fig. 1) legen vielleicht die exzentrischen Ringsysteme und die zusammengesetzten, d. h. um mehrere Diffusions- bzw. Kristallisationszentren (Fig. 38 und 39) sich scharenden Zonen den Vergleich mit den Stärkekörnern der Pflanzen, z. B. den exzentrisch geschichteten der Kartoffelknollen nahe. Bevor auf diese näher eingegangen werden soll, mögen einige Worte über Sphärokristalle anderer Art und eine Reihe ähnlicher geschichteter Produkte der Pflanzenzellen am Platze sein.

Die Sphärokristalle sind seit NÄGELI schon oft von Botanikern und Mineralogen auf ihre mehr oder weniger deutlichen konzentrischen Schichtungen hin untersucht werden. Die Meinungen der Autoren über die Ursachen der Zonenbildung gehen weit auseinander: die einen setzen voraus, daß irgendein äußerer Rhythmus die differenten Kristallisationszonen miteinander wechseln läßt, die anderen halten einen von der Außenwelt unabhängigen rhythmischen Wechsel in den

Kristallisationsbedingungen für das Maßgebende[1]). Leitgeb[2]) gelang es, umfangreiche Sphärokristalle von Inulin mit deutlicher Schichtung unter dem Mikroskop in so kurzer Zeit entstehen und heranwachsen zu sehen, daß an einen rhythmischen Wechsel der Außenbedingungen nicht gedacht werden kann: „hier kann der Grund der Schichtenbildung nur in den Veränderungen gelegen sein, welche die Konzentration und Zusammensetzung der den Sphärokristall unmittelbar umgebenden Lösung durch den Kristallisationsvorgang selbst erleiden muß. Wie nämlich Lehmann gezeigt hat, entsteht um den wachsenden Kristall eine Verdünnung, welche durch Diffusion wieder ausgeglichen werden muß. Die zunehmende Zähigkeit der Lösung erschwert die rasche Ausgleichung der Konzentrationsdifferenz, verlangsamt nun den Diffusionsstrom und verringert die Beweglichkeit der Moleküle, deren Anlagerung an der Oberfläche der bereits gebildeten Sphäriten nicht mehr bloß durch die von den Oberflächenteilchen ausgehenden Kräfte, welche stets die parallele Orientierung anstreben, beeinflußt, sondern auch durch andere zur Geltung gelangende Einwirkungen mitbestimmt werden kann. Ein weiteres wichtiges, die deutliche Schichtenbildung einer auskristallisierenden Substanz begünstigendes Moment, scheint nun dann gegeben zu sein, wenn die Lösung durch andere Beimengungen stark verunreinigt ist.“ Ueberhaupt bringt Leitgeb die Entstehung der Sphärokristalle bereits mit der kolloidalen Beschaffenheit der Mutterlauge in Beziehung, und es ist nach ihm[3]) nicht zu bezweifeln, „daß ein gewisses Maß von pektinöser Beschaffenheit der Mutterlauge, die ebensowohl durch die in Lösung befindliche und zur Ausscheidung gelangende Substanz selbst, als auch durch beigemengte Stoffe bedingt sein kann, ein wesentliches Moment für ihre Bildung ist. So ist es erklärbar, daß Pflanzen mit schleimigen Säften, wie kaktusartige Euphorbien und Asklepiadeen und allgemein die Sukkulenten, so günstige Objekte für die Entstehung solcher Gebilde infolge der Einwirkung des Alkohols abgeben, und wenn bei Kakteen schon in der lebenden Zelle das Calciumoxalat in gleicher Form zur Ausscheidung gelangen kann[4]), so dürfte wohl auch hier dieselbe Ursache zugrunde liegen.“

Die Aehnlichkeit der in Pflanzenzellen nach Einwirkung bestimmter Reagentien ausfallenden oder auch ohne solche schon vorhandenen Sphärokristalle[5]) (vgl. Fig. 46 a u. b) mit den in Gelatineplatten darstellbaren geschichteten Gebilden braucht nach den Mitteilungen der

1) Vgl. Vogelsang, Die Kristalliten, Bonn 1875, 90; vgl. auch die wichtige Diskussion der Frage bei Harting, Recherches de morphologie synthétique sur la production artificielle des formes calcaires, Amsterdam 1872.

2) H. Leitgeb, Ueber Sphärite. (Mitt. bot. Inst. Graz, Heft 2, 257, bes. 269.)

3) Leitgeb, a. a. O. 272.

4) Nach Möbius, siehe p. 75 und Fig. 46 b.

5) Literatur über sie z. B. bei Leitgeb, a. a. O.; Pirotta (Ann. ist. bot. Roma, 2, fasc. 2, 65); A. Meyer, s. unten.

angeführten Autoren nicht näher dargetan zu werden. Wegen ihrer besonders auffallenden Uebereinstimmung mit den in Kapitel II beschriebenen Unregelmäßigkeiten im Verlauf der Niederschlagszonen sei noch besonders auf die von MÖBIUS[1]) in jugendlichen Sprossen einer *Phyllocactus*-Art gefundenen Calciumoxalatsphärokristalle hingewiesen, deren Bau Fig. 46 b veranschaulicht; die Beobachtungen an spiraligen Niederschlagszonen des Silberchromats (Fig. 17) machen es klar, daß auch bei der Erklärung spiralig gebauter Sphärokristalle keineswegs an ein anders fortschreitendes Wachstum gedacht zu werden braucht als den typisch konzentrisch geschichteten gegenüber.

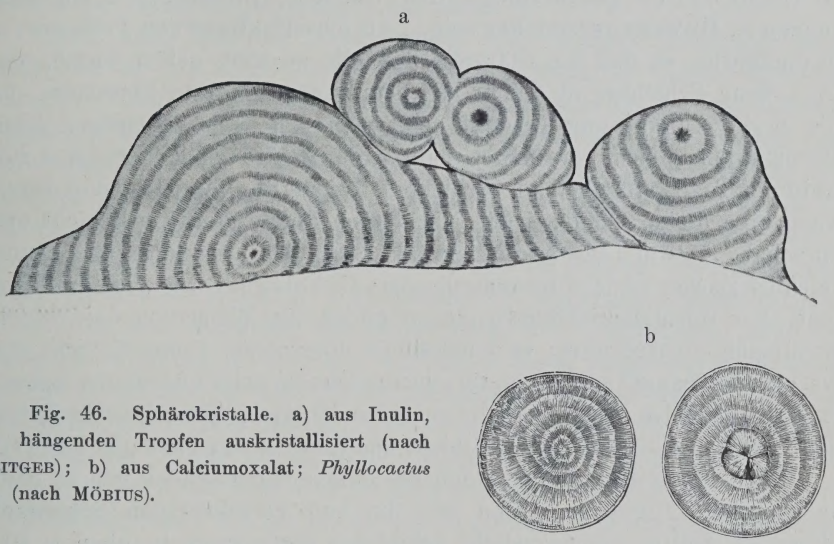

Fig. 46. Sphärokristalle. a) aus Inulin, im hängenden Tropfen auskristallisiert (nach LEITGEB); b) aus Calciumoxalat; *Phyllocactus* sp. (nach MÖBIUS).

H. FISCHER[2]) glaubt sich das Zustandekommen der deutlich wahrnehmbaren Schichtung der Inulinsphärokristalle — nach meiner Meinung nicht mit Recht — nur dadurch erklären zu können, daß fremde Substanzen dem ausfallenden Inulin beigemengt seien, oder daß das Wachstum der Sphärite mehrfach unterbrochen werde; in diesem Falle wäre die konzentrische Schichtung der Sphärokristalle also auf einen „äußeren Rhythmus" zurückgeführt.

Daß die oben beschriebene Bildung von Kristallisationszonen mit dem rhythmischen Wechsel irgendwelcher Außenbedingungen kausal nichts zu tun hat, wird bei der unmittelbaren mikroskopischen Beobachtung des Vorgangs klar. Andererseits legen diese Beobachtungen Zweifel nahe, ob die den Mineralogen bekannten Schichtenbildungen in Kristallen der verschiedensten Art (TSCHERMAKS „isomorphe Schichtung" u. ähnl.) wirklich auf rhythmische, durch die Außenwelt bedingte Wachstumsunterbrechungen

1) MÖBIUS, M., Sphärokristalle von Kalkoxalat bei Kakteen. (Ber. d. D. Bot. Gesellsch., 1885, **3**, 178.)

2) FISCHER, H., Ueber Inulin, sein Verhalten außerhalb und innerhalb der Pflanze. (Beitr. z. Biol. der Pflanzen, 1902, 8, 53, bes. 73.)

zurückzuführen seien — oder auf ähnliche Stoffwanderungsvorgänge wie die Zonen der Liesegangschen Platten[1]). Frankenheim gibt allerdings an, daß — offenbar unabhängig von den äußeren Bedingungen — das Wachstum eines Kristalls nicht stetig, sondern schrittweise vor sich gehe und man diesen Rhythmus unter dem Mikroskop binnen wenigen Minuten mehrere Male in Erscheinung treten sehen kann. Doch sind seine Befunde meines Wissens nicht bestätigt worden, und Lehmann will dieses Phänomen des scheinbar „autonomen" Pulsierens im Kristallwachstum durch störende Einflüsse der Außenwelt erklären[2]). — Von pulsierenden Reaktionen wird im Schlußabschnitt die Rede sein.

Bei der Beurteilung der Faktoren, welche die Schichtenbildung der Stärkekörner hervorrufen, wird von den grundlegenden Beobachtungen A. Meyers auszugehen sein. „Als ich Stecklinge von *Pellionia* .... aushungerte, so daß die Stärkekörner alle so weit gelöst waren, daß nur offene Schichten an ihnen zu sehen waren, hierauf abwartete, bis die erste Auflagerung begann, und dann an Stärkekörnern, deren Chromatophor sich verschoben hatte, die größte Zahl der im Laufe weiterer Tage entstehenden Schichten feststellte, fand ich, daß jedem Tage eine dicke, dichte, jeder Nacht eine dünne, lockere Schicht entsprach..... Am Tage assimiliert das Blatt des Stecklings und sendet reichlich Zucker zu den Chromatophoren; die Folge davon ist, daß das Chromatophor reichlich Stärkesubstanzen bildet, das Wachstum der Schicht regelmäßig fortschreitet; es entsteht so eine dicke, dichte Schicht, des Nachts tritt Mangel an Zucker ein; wenn nicht partielle Lösung der Schicht erfolgt, so erfolgt doch jedenfalls unregelmäßigeres, schwaches Wachstum der Trichite; es entsteht eine Schicht und diese wird locker und dünn[3])."

Nach dieser Feststellung, daß die Zonen der Stärkekörner in demselben Sinne Tageszonen sind wie die von verschiedenen Schimmelpilzen bei Kultur am Tageslicht gebildeten Hexenringe (s. oben p. 61), läge zunächst kein Grund vor, uns an dieser Stelle mit den Stärkekörnern zu beschäftigen.

Andererseits ist die Uebereinstimmung der Stärkekörner mit konzentrisch geschichteten Sphärokristallen anderer Art, die ihre schalige Struktur durch einen „inneren Rhythmus" bekommen, so groß, daß die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen ist, auch Stärkekörner könnten sich unter gewissen Umständen aus Zonen aufbauen, die ebenso wie die Schichten der Inulin- oder Calciumoxalatsphärite mit den Liesegangschen verglichen werden dürfen, d. h. deren Rhythmus nicht von rhythmisch wechselnden Einflüssen seitens der Außenwelt diktiert wird. Die physikalischen Vorbedingungen zur Entstehung solcher

1) Vgl. Liesegangs Theorie betreffend die Entstehung der Achate (Literaturangaben im IV. Kapitel).

2) Lehmann, O., Molekularphysik. 1888, **1**, 344.

3) Vgl. Meyer, Arthur, Untersuchungen über die Stärkekörner, Jena 1895, 242 ff., ferner 293.

Zonen sind bei der der Stärkekörner offenbar gegeben; denn die Bildung der Stärkelamellen ist als eine im zähflüssigen Substrat des Chromatophoren sich abspielende Kristallisation zu betrachten.

Weiterhin ist zu berücksichtigen, daß es gelingt, aus Stärkelösung auf verschiedenem Wege Stärkekörner zu gewinnen, die den von der Pflanzenzelle gebildeten sehr ähnlich sind und namentlich auch konzentrische und exzentrische Schichtung aufzuweisen haben; es liegt bei den künstlich gewonnenen Stärkesphäriten ebenso wenig wie den vorhin beschriebenen Inulinsphärokristallen gegenüber ein Grund vor, die Schichtenbildung ursächlich von einem auf die wachsenden Körner wirkenden „äußeren Rhythmus" abzuleiten [1]). —

Auch nach Meyers Ermittlungen wird meines Erachtens dem Gedanken an die Möglichkeit, daß die von lebenden Chromatophoren gebauten Stärkekörner ihre Schichtung auch unabhängig von äußeren Rhythmen bekommen können, Raum zu geben sein; wir wissen von den Schimmelpilzen, daß dieselben Zonenbildungen, die einmal als Reaktion des Organismus auf rhythmisch wechselnde Bedingungen in der Außenwelt und als „Tagesringe" zustande kommen, in anderen Fällen ohne äußeren Rhythmus lediglich durch die im System (Pilz plus Substrat) begründeten „inneren" Bedingungen hervorgerufen werden können.

Dafür, daß während der Entstehung des Stärkekorns ähnliche Diffusionsvorgänge in dem das wachsende Korn umgebenden Medium sich abspielen wie in den Chromatgelatineplatten bei der Entstehung polyzentrischer Diffusionsbilder, spricht vielleicht auch die Existenz und die Form der „Berührungsspalten". Diese kommen nach A. Meyer dadurch zustande, „daß zwei oder mehrere adelphische Stärkekörner, ähnlich wie Sphärokristalle, bis zur Berührung in geraden Flächen heranwachsen. Die Chromatophorensubstanz, welche zwischen den geraden Flächen lag, wird ganz oder teilweise herausgedrängt; je vollkommener es geschieht, und je mehr sich die Enden der Trichite der Berührungsfläche zweier adelphischer Körner nähern, desto enger wird die Berührungsspalte. Nach der Entfernung oder Abschneidung der Chromatophorensubstanz hört das Wachstum an den Berührungsflächen auf, die äußeren Schichten der adelphischen Stärkekörner wachsen allein heran, so daß die adelphischen Körner von gemeinsamen Schichten umgeben werden, welche über der Spalte noch nicht völlig homogen sind, indem dort die Trichite noch schräg gegeneinander stoßen; die Spalte schließt sich eigentlich erst ganz vollständig, wenn die Trichite der Schichten alle auch über der Berührungsspalte annähernd parallel stehen" [2]). Die Frage, ob und

1) Mit der Erzeugung künstlicher Stärkekörner hat sich vornehmlich Bütschli befaßt; vgl. z. B. Ueber die Herstellung von künstlichen Stärkekörnern oder von Sphärokristallen der Stärke (Verhandl. naturhist.-med. Ver. Heidelberg, N. F., 1896, 5); Unters. über Amylose und amyloseartige Körper (ibid., 1903, 7).

2) A. Meyer, a. a. O. 211 auch 298.

wie ein Teil der Chromatophorensubstanz zwischen den Stärkekörnern eingeschlossen bleibt, ist schwierig und nach A. Meyer nicht als völlig abgeschlossen zu bezeichnen[1]). Die Erfahrungen an den Gelatineplatten lassen es nun nicht zweifelhaft bleiben, daß das Wachstum der in einem Chromatophoren nebeneinander liegenden Stärkekörner auf der Seite, welche die Körner einander zuwenden, nicht so intensiv sein kann, wie außen; der Mangel an Material, das von außen her dem stärkebildenden Zellenorgan zufließt, wird in der Mitte der die Stärkekörner trennenden Stromaplatte am fühlbarsten sein, und das Wachstum wird hier am frühesten stillstehen, während mehr nach außen zu auf dem Wege der Diffusion noch etwas größere Mengen plastischen Materials in die Chromatophorensubstanz gelangen und beim Aufbau des Stärkekorns Verwendung finden können. Der „Berührungsspalt" kommt somit nach Art der von uns studierten „Verarmungszonen" der polyzentrischen Diffusionsbilder zustande, indem hier ein stärkefreier Raum von Stärkeschichten umschlossen wird oder eine besonders substanzarme Partie entsteht, die später der Bildung von Rissen Vorschub leistet. Für diese Deutung spricht einmal die oft beiderseits schwach gewölbte, linsenähnliche Form der Berührungsspalte, sowie die schwach gekrümmten, konkaven Berührungsspalten, die in den Zwillingen der Kartoffelstärkekörner überall zu finden sind, wenn ein größeres und ein kleines Korn durch gemeinsame Stärkeschichten zu einem einheitlichen verbunden worden sind (Kartoffelstärke).

Ein bemerkenswerter Unterschied zwischen den Niederschlags- und Kristallisationszonen, wie sie oben geschildert wurden, einerseits — den Schichtungen der Stärkekörner andererseits liegt offenbar darin, daß die vielen Störungen, die wir im Schichtenverlauf der ersteren wahrgenommen haben, und die auch, wie hier nachgetragen werden mag, bei dreidimensionalem Fortschreiten der Zonenbildung eine große Rolle spielen, bei den Stärkesphäriten fehlen. Es wäre nach meiner Meinung aber keineswegs gerechtfertigt, hiernach die Stärkekörner und die dreidimensionalen Liesegangschen Zonenbildungen als ätiologisch ganz heterogene Dinge zu betrachten. Liesegang hat darauf aufmerksam gemacht, daß die chemische Qualität des Gels, das im Experiment zur Verwendung kommt, auf die Häufigkeit oder Seltenheit der Rupturen, Zickzacklinien usw. von großem Einfluß ist; es wäre gewiß nicht überraschend, wenn es gelänge, die Liesegangschen[2]) Versuche derart zu modifizieren, daß jene Diskontinuitäten in ihnen ebensowenig auftreten wie bei der Bildung der Stärkekörner.

Andererseits ist zu konstatieren, daß bei Paramylonkörnern Abweichungen vom einfach geschichteten Bau auftreten, die uns sehr

3) A. Meyer, a. a. O. 180.

1) Nach Liesegang (Ueber die Schichtungen bei Diffusionen, 1907, 25) sind die „spirochätenähnlichen Zickzackverbindungen" bei Leim und Glutin besonders häufig.

an die im vorigen Kapitel behandelten Fälle erinnern. Die Schichtung der in Flagellaten liegenden Paramylonkörner hatte KLEBS[1]) bereits gesehen; BÜTSCHLI[2]) gelang es, prinzipielle Abweichungen vom Bau der typischen Stärkekörner bei Einschlüssen von *Euglena velata* var. β *granulata* KLEBS zu entdecken. Läßt man die Körner stark quellen, so lassen sie zarte Querstreifung sichtbar werden; bei näherer Prüfung stellt sich heraus, „daß die zarten scheinbaren Schichten als ein engschraubiger Faden untereinander zusammenhängen". „So sicher nun die geschilderten Lücken auch sind, so schwierig ist es dagegen, sie einigermaßen plausibel zu erklären . . . da sich die Körner, soweit unsere Erfahrungen reichen, aus scheibenförmigen Schichten aufbauen, so könnte man die Entstehung eines Fadens in der Quellung und teilweisen Auflösung nur etwa derart begreifen, daß die innere Partie der Schichten aufgelöst würde bis auf den peripheren Rand. Für diese Möglichkeit ließe sich etwa anführen, daß wir die randliche Region der Schichten in der Regel stärker verdickt finden, und daß dieser Rand daher auch der Lösung und Zerstörung länger widerstehen dürfte. Bei einem solchen Vorgang müßten sich jedoch die Schichten in zahlreiche Ringe umbilden, ein schraubiger Faden dagegen könnte nicht entstehen." Bei schwacher Quellung oder Trocknung sah BÜTSCHLI Risse in den Körnern entstehen, die ihre Schichten sonderten, ohne die Körner in ihrer ganzen Dicke zu durchsetzen. In der Tat kann auf diese Weise „ein schraubenförmiger peripherer Zusammenhang der Schichten bestehen bleiben, was möglicherweise das Entstehen eines Schraubenfadens herbeiführen könnte".

„Wenn nun auch diese Verhältnisse eine gewisse Erklärung für die Bildung des Schraubenfadens geben, so wird dadurch doch nicht verständlich, warum eben ein solch eigentümlicher Schichtungsfall stattfindet. Immerhin müssen gewisse besondere Bau- und Zusammenhangsverhältnisse der Schichten von vornherein bestehen, welche den eigentümlichen Zerfall und damit auch die Entstehung des Spiralfadens bedingen."

Mir scheint, daß unsere Beobachtungen an den Chromatgelatineplatten imstande sind, die schraubenartige Schichtenfolge zu erklären. Angenommen, daß die Schichten im Paramylonkorn der *Euglena* durch einen inneren Rhythmus und auf ähnlichem Wege wie die LIESEGANGschen Niederschlags- oder Kristallisationszonen zustande kommen, so liegt kein Grund vor, die schraubige Folge der Zonen für überraschender zu halten als die Spiralstrukturen in Oxalatsphäriten. Ich trage

1) KLEBS, G., Ueber die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien (Unters. d. botan. Inst. Tübingen, 1883, **1**, 233); BÜTSCHLI, O., Beiträge zur Kenntnis des Paramylons (Arch. f. Protistenkunde, 1906, **7**, 197).

2) BÜTSCHLI, a. a. O., 221, 222,

kein Bedenken, die Schraubenstruktur der Paramylonkörner auf ähnliche Diffusionsvorgänge zurückzuführen wie die schraubigen Wandverdickungen der Gefäße und Tracheïden (s. oben p. 38 ff.).

Sehr schwierig ist die Frage, inwieweit die an vielen Cellulosemembranen und ähnlichen Gebilden deutlich sichtbaren Schichtungen in eine Reihe mit den LIESEGANGschen Diffusionszonen gesetzt werden können. Ich begnüge mich damit, an die Membranschichtungen vieler Steinzellen- und Sklerenchymfasern, an die in Zellmembranen eingebetteten Kristallzonen (*Sempervivum calcareum* JORD., *Ephedra* u. a.)[1], an das geschichtete Cellulosesubstrat der Cystolithen und die zuweilen erstaunlich fein und deutlich geschichteten cystolithenähnlichen Zelleinschlüsse der Begoniaceen[2] (Cystotylen), an die Membran verschleimter Epidermiszellen (Flächenschnitte von der Samenschale der *Sinapis alba* L. u. a.) zu erinnern; Schichtung ist ferner von Kieselsäureablagerungen (Loranthaceen, *Aristolochia*) bekannt und in besonders auffälliger Weise an den Gallertprodukten wasserbewohnender Thallophyten entwickelt. Von der Zonenbildung in vegetabilischen Gallertbildungen, die zu näherem Studium sich empfehlen dürften, soll Fig. 47 eine Vorstellung geben.

Fig. 47. Gallertbildungen mit rhythmischen Zonen. a *Chroothece Richteriana* HANSG. (nach HANSGIRG), b Dauerzellen von *Cryptomonas erosa* EHRENB. (nach SENN). — (Beide aus ENGLER-PRANTL, Natürl. Pflanzenfamilien, Teil I, Abt. 1 a.)

Wir wenden uns nun der Betrachtung der Pflanzengewebe zu. Nachdem im zweiten Kapitel gezeigt werden konnte, daß nicht nur regelmäßige parallele oder konzentrische Gewebeschichtungen, die mit den LIESEGANGschen sich vergleichen lassen, in den Organen vieler Pflanzen anzutreffen sind, sondern auch alle Störungen im Verlauf der Zonen, die wir an monozentrischen Ringsystemen auf Chromatgallertscheiben und bei analogen Kristallisationsversuchen hervorrufen konnten, sich an den Schichten vegetabilischer Objekte wiederfinden lassen, bleibt zu untersuchen, ob auch Analoga zu den polyzentrischen Diffusionsbildern gefunden werden können und mit der Diffusionstheorie zu erklären sind.

Mit Hilfe der nächsten Abbildungen sollen einige dieser Fälle kurz erläutert werden.

1) Vgl. SOLMS-LAUBACH, Ueber einige geformte Vorkommnisse oxalsauren Kalkes in lebenden Zellmembranen. (Botan. Ztg., 1871, **29**, 509.)

2) Vgl. namentlich FELLERER, Beiträge zur Anatomie und Systematik der Begoniaceen. München 1892. Dissertation.

Das Mark von *Quercus*, z. B. von *Qu. pubescens* WILLD., die von den mir näher bekannten Arten die hier in Rede stehenden Verhältnisse am deutlichsten zeigt, hat eine ungefähr pentagrammähnliche Querschnittsform. Im Verlaufe des sekundären Dickenwachstums wird die „gelappte" Form des Leitbündelringes aber sehr bald ausgeglichen, indem in den Tälern der Kurve mehr Gewebesubstanz in der gleichen Zeit aufgelagert wird als an den Wellenbergen. Fig. 48 zeigt schematisiert den Querschnitt durch das Mark und die innersten Xylemlagen eines jugendlichen Zweiges von *Qu. pubescens*: die eingetragenen Kurven bedeuten die äußere, meist recht scharf ausgebildete Grenze der mehr oder minder breiten tangential verlaufenden Libriformfaserbänder. Ein Vergleich der Abbildung mit Fig. 49 soll die Aehnlichkeit im Verlauf dieser Kurvensysteme mit den künstlich gewonnenen demonstrieren. Alle Eigen-

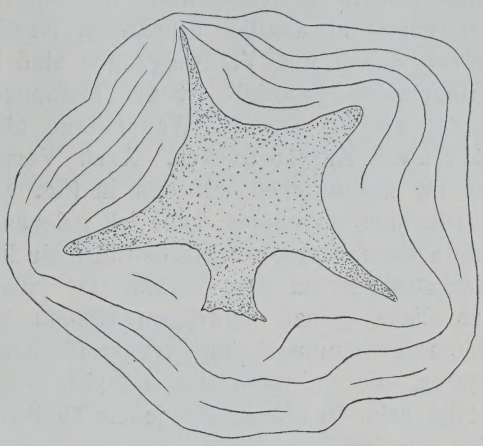

Fig. 48. Querschnitt durch das Mark und die innersten Xylemschichten eines Zweigs von *Quercus pubescens* WILLD. (Schematisiert.)

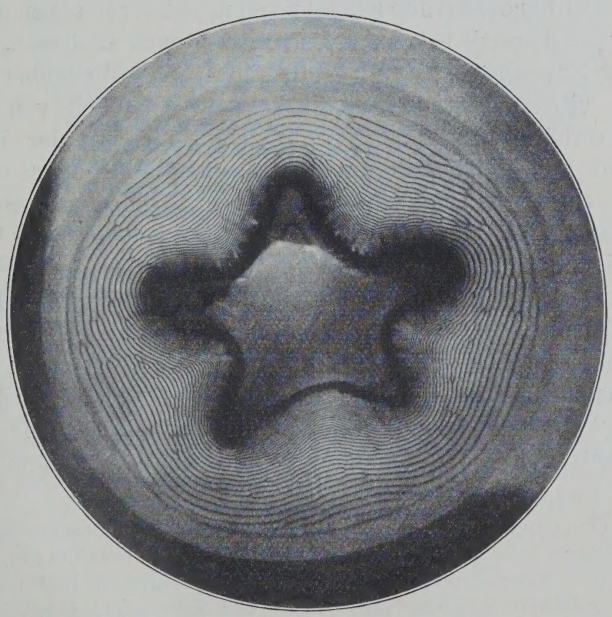

Fig. 49. LIESEGANGsche Ringe um ein pentagrammähnliches Diffusionsfeld.

tümlichkeiten, die wir nach der Wirkung sternähnlich geformter Diffusionszentren an den LIESEGANGschen Kurvenbildern wahrnehmen, wiederholen sich in der Holzstruktur des *Quercus*-Zweiges: das „Abrundungsbestreben" ist deutlich erkennbar, maschenartige Spaltungen der einzelnen Zonen und Verzweigungen sind häufig, die Dichtigkeit des sie aufbauenden Materials ist am Tiefpunkt der Täler oft merklich geringer als an den die Wellenberge überlagernden oder ihnen sich nähernden Kurvenstrecken. Auch Verwerfungen der Holzfaserzonen, die im wesentlichen mit den in Fig. 14, 21 b dargestellten Verhältnissen übereinstimmen, habe ich gelegentlich gefunden: die Bruchlinie folgte einem stärkeren Markstrahl; die Regel ist übrigens die, daß die Markstrahlen auf den Verlauf der tangentialen Libriformfaserbänder der Eiche keinen derartigen Einfluß haben. Bei so weitgehenden Uebereinstimmungen der vegetabilischen Gewebe mit den Diffusionsfiguren, die im toten Material sich bilden, wird der Schluß gerechtfertigt sein, daß auch bei jenen ähnliche Diffusionsvorgänge wirksam sind wie bei diesen.

Der Bau des sekundär sich verdickenden *Quercus*-Zweiges ist unseren Diffusionsbildern aber nicht nur durch den Verlauf der Zonen ähnlich, sondern auch darin, daß die Quantität des Zuwachses in den Wellenbergen und -tälern im Zweige sich ebenso verhält wie in den Diffusionsbildern. Der sekundäre Zuwachs ist in den Konkavitäten des Mark- und Leitbündelsternes ein sehr viel mächtigerer als an den Spitzen des letzteren; deutlich erkennbar ist er aber auch an diesen. Das Verhältnis der Zuwachsgrößen an Wellentälern und Wellenbergen hängt bei den in vitro angestellten Versuchen ausschließlich von den Konzentrationsverhältnissen ab. Fig. 50 zeigt eine mit der in Fig. 49 abgebildeten gleichaltrige Chromatplatte; über den beiden nach unten gewandten Spitzen des pentarchen Sternes fehlen die Spuren der Diffusion fast ganz, oder die weißlichen Niederschlagszonen[1]) sind auf die bescheidene Breite von ca. $^1/_3$ mm reduziert; bei den anderen sind sie größer, aber immer noch sehr viel bescheidener als in Fig. 49 an entsprechenden Stellen; rotes Silberchromat aber ist ausschließlich in den Wellentälern sichtbar, die durch die Ringzonen von mehr und mehr wachsendem Krümmungsradius allmählich gefüllt werden[2]).

Analoga zu den vielen Varianten, die man durch Aenderungen in den Konzentrations- und Mengenverhältnissen des Kaliumbichromats

1) Vgl. LIESEGANG, a. a. O., 1907, 33.

2) Auf eine eingehende Besprechung der an solchen Chromatplatten auftretenden Erscheinungen kann ich mich hier nicht einlassen; ich erwähne nur, daß in den Wellentälern (bei hinreichend dicker Gelatineschicht) zuweilen zwei unvollkommen voneinander getrennte Systeme von Ringen sich sehr schön entwickeln können. Die an der Oberfläche liegenden zeigten mir einen größeren Krümmungsradius als die unteren; wahrscheinlich werden gelegentlich auch die umgekehrten Verhältnisse zur Beobachtung kommen können. Ich verweise auf Fig. 10 und p. 25 und 27.

und des Silbernitrats bei den Plattenversuchen erzielen kann, findet man nicht nur bei der Untersuchung der Achsen vieler Pflanzen, sondern auch in ihren Wurzeln: ihr radiäres Leitbündel verliert, wie bekannt, während des sekundären Dickenwachstums seine sternähnliche Form mehr und mehr, indem zunächst in den Wellentälern sekundäre Xylemmassen gleichsam eingefüllt werden. Auch wenn in diesen keine Zonen zur Entwicklung kommen, dürfen wir Form und Umriß des Gewebezuwachses mit den in den Plattenversuchen beobachteten vergleichen; die Uebereinstimmung zwischen beiden ist auch hier eine vollkommene.

Dasselbe Phänomen der Ausfüllung von Wellen und Lücken begegnet uns auch anderweitig im Pflanzenreich.

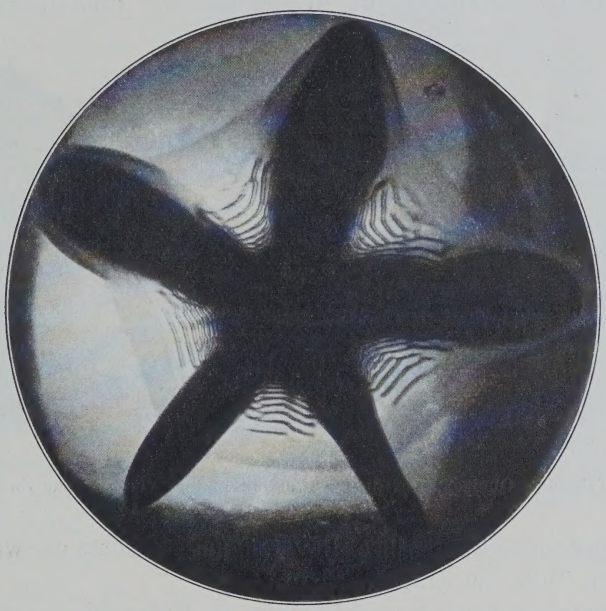

Fig. 50. LIESEGANGsche Ringe um ein fünfstrahliges Diffusionsfeld.

Kommen zwei zylindrische Baumstämme miteinander in Berührung und verwachsen schließlich ihre Kambien miteinander, so zeigt nach einigen Jahren das Baumpaar auf dem Querschnitt ganz ähnliche Figuren wie die polyzentrischen Chromatplatten: der jährliche Zuwachs der verwachsenen Stämme ist an der Verwachsungsstelle ganz erheblich breiter als an den anderen Teilen des Stammumfanges; da dieser Unterschied mehrere Jahre hindurch mehr oder minder deutlich zum Ausdruck kommt, erfährt das durch Verwachsung zustande gekommene Gebilde allmählich deutliche Abrundung[1]) (Fig. 51, vgl. Fig. 38).

1) Vgl. KÜSTER, E., Ueber Stammverwachsungen. (Jahrb. f. wiss. Bot., 1899 **33**, 487.)

Im wesentlichen derselbe Vorgang spielt sich allenthalben an den Astwinkeln unserer Bäume ab[1]) (Fig. 52, vgl. Fig. 40).

Aus allen diesen Befunden geht hervor, daß an den einspringenden Winkeln, die ein Kambiumring aufweist, die Bedingungen für seine Wachstum- und Teilungstätigkeit andere sind als an den anderen Partien. Warum die Umrisse eines Diffusionsfeldes, welches z. B. kreuzähnliche Gestalt hat, an seinen einspringenden Winkeln schneller vorwärts rücken als an den konvexen Stellen, haben wir uns durch einfache chemisch-physikalische Betrachtungen klar machen können. Für die analogen Vorgänge beim Dickenwachstum der Wurzeln und Achsen vermag ich zunächst keine plausible Erklärung zu geben; doch halte ich die Vermutung für gerechtfertigt, daß bei den vegetabilischen Objekten in letzter Instanz die Wellentäler der Kambiumlinie ebenso

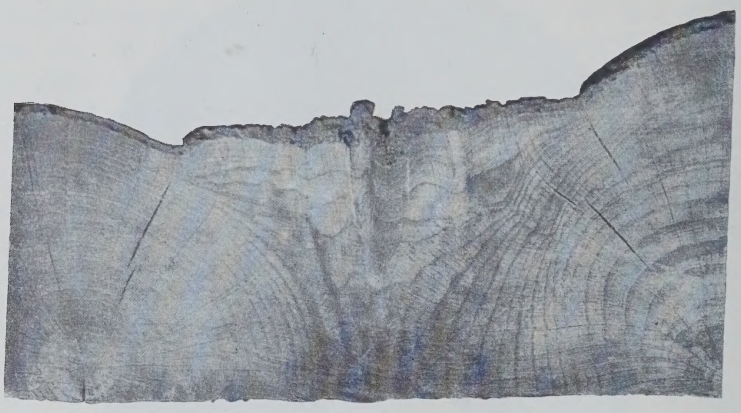

Fig. 51. Teil eines Querschnittes durch zwei miteinander verwachsene Buchenstämme.

durch Diffusionsvorgänge ihre Bevorzugung bekommen wie die entsprechenden Teile der Diffusionsfigur.

Es entspricht unseren Erfahrungen an Kaliumbichromatversuchen, wenn dünne, plattenähnliche Pflanzenorgane beim sekundären Dickenwachstum sich ähnlich abrunden, wie die um „strichförmige" Diffusionszentren sich bildenden Diffusionsfelder es tun (sekundäre Verdickung der Phyllokladien von *Mühlenbeckia* oder der flachen Thalli mancher Rhodophyceen, z. B. *Melanthalia abscissa* (Tum.) (J. Ag.)[2]).

Ein Kristall wächst an den Stellen stärkster Zuschärfung am schnellsten, so lange diesen aus der umgebenden Lösung mehr Material zufließt als gleichen Teilen seiner Flächen. Ein ähnlicher Unterschied wird bei plattenförmigen Organen zwischen Schmalseiten und Breit-

1) Vgl. Jost, L., Ueber einige Eigentümlichkeiten des Kambiums der Bäume. (Bot. Ztg., 1901, **59**, 1.)

2) Jönsson, a. a. O. (s. oben p. 56, Anm. 1), tab. II, fig. 11.

seiten des Kambiums bestehen. Ob die Breitseiten bevorzugt werden, weil ihnen die vom Kambium umschlossenen Gewebe pro Flächeneinheit mehr wachstumfördernde Stoffe zufließen lassen können als den Spitzen oder Schmalseiten, — oder ob die Schmalseiten geringere Wachstumsleistungen aufzuweisen haben, weil die außerhalb des Verdickungsringes liegenden Massen sie mit wachstumhemmenden Stoffen pro Flächeneinheit stärker beeinflussen können als die Breitseiten, muß dahingestellt bleiben.

Fig. 52. Längsschnitt durch die Ursprungsstelle eines Seitenastes.

Daß an denjenigen Stellen, an welchen ein zu sekundärer Zellenbildung befähigtes Gewebe eine Welle oder eine Knickung aufweist, das sekundär hinzutretende Material einen Ausgleich „anstrebt", ist, wie wir gesehen haben, eine Erscheinung, die dem Pflanzenanatomen bei den verschiedensten normal und abnorm sich entwickelnden Geweben begegnet. Die Form wirkt hier, wie man es mit Noll — freilich nur bildlich — ausdrücken kann, als „Reiz" [1]). Bei seinen Versuchen, das Wesen der „Morphästhesie", d. h. die „Reizbarkeit auf Grund der Wahrnehmung von Reizen, die von der Form und Haltung des eigenen Körpers (einschließlich der Lage der Körperteile zueinander) ausgehen", näher zu analysieren, macht Noll auf die mutmaßliche Wirkung der Oberflächenkräfte aufmerksam [2]): „Es variieren die Oberflächenkräfte . . . nicht nur mit der jeweiligen Gestalt, sondern bei gleicher Form auch mit der absoluten Größe

1) Vgl. Noll, F., Ueber die Körperform als Ursache von formativen und Orientierungsreizen. (Sitzungsber. Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde, Bonn 1900, 15. Jan.) Ueber den bestimmenden Einfluß von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln. (Landwirtsch. Jahrb., 1900, 361.)

2) Noll, F., Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz. (Biolog. Zentralbl., 1903. **23**. 281, bes. 403.)

derselben, so daß alle Form- und Größenverhältnisse eines solchen Organismus in bestimmten Oberflächenspannungen zum Ausdruck kommen müssen, die man als ‚morphostatische Oberflächenspannung' oder kurz als ‚Formspannung' bezeichnen kann."

Ich glaubte an diese Bemerkungen Nolls hier erinnern zu sollen, weil es in der Tat nahe genug liegt, die Formveränderungen, welche das Kambium während seiner Wachstumstätigkeit durchmacht, und den Ausgleich der Form, den der von ihm umschlossene Gewebezylinder erfährt, mit den durch Oberflächenspannungen im Experiment leicht erzielbaren Formveränderungen in Parallele zu setzen: das Kambium verhält sich beim *Quercus*-Zweig und bei den sich verdickenden Dikotyledonenwurzeln wie eine Membran, die unter dem Einflusse der Oberflächenspannung ihre Form mehr und mehr vereinfacht, d. h. ihre Oberfläche in zylindrische Form bringt, also zu einer Fläche minimae areae werden oder doch einer solchen möglichst nahekommen läßt.

Zur Erklärung der oben geschilderten Gewebebildungsprozesse werden aber Oberflächenspannungsgesetze ebensowenig herangezogen werden dürfen, wie bei der Erklärung der wechselnden Figuren, welche die Grenzen der Liesegangschen Diffusionsfelder in den Gelatinekulturen zeigen.

Daß bei den vorhin erörterten Fällen (p. 85 ff.) nicht von der abrundenden Wirkung der Oberflächenspannungen die Rede sein kann, geht schon daraus hervor, daß bei entsprechenden Teilen anderer Objekten nicht eine Abrundung, sondern die umgekehrten Erscheinungen — Zuspitzung, Ueberhöhung der vorhandenen Bögen durch noch steilere — eintreten. Daß die in kolloidalen Medien sich abspielenden Diffusionsvorgänge Analoga zu diesen an die „negative Oberflächenspannung" erinnernden Wachstumsprozessen aufzuweisen haben, lehren die p. 70 gegebenen Mitteilungen (vgl. auch Fig. 41 und 42). Ich begnüge mich hier damit, auf die Erscheinungen des exzentrischen Dickenwachstums einerseits, auf die Sklerenchymfasergruppen an den Einschnitten mancher Farnblätter (*Asplenium diversifolium* u. a.) aufmerksam zu machen [1]). —

Ebenso wenig wie die an polyzentrischen Diffusionsfeldern beobachteten Abrundungsfiguren sind die von Bütschli beschriebenen, ganz ähnlichen polyzentrischen Sprungfiguren auf die Wirkung von Oberflächenspannungen zurückzuführen [2]). Auch hier handelt es sich im Grunde um die Wirkung der Diffusionsvorgänge, welche die Sprungfiguren an Größe mehr und mehr gewinnen lassen. — Ob die an Bütschlis Sprungfiguren auftretenden Diskontinuitäten in den Ringsystemen geeignet sind, auf die Entstehung der an den Silberchromatringen entstehenden Licht zu werfen, scheint mir zweifelhaft.

---

1) Abbildungen z. B. bei Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie, 4. Aufl., 1909, 177 u. 614.

2) Bütschli, O., Beobachtungen über eigentümliche Sprungsysteme von großer geometrischer Regelmäßigkeit. (Verhandl. naturhist.-mediz. Ver. Heidelberg, 1904, N. F., **7**, 653; vgl. namentlich Fig. 11, 12 und 13.)

Es spricht für die Vergleichbarkeit der Liesegangschen Ringe und der Schimmelpilzzonen, daß auch in diesen dieselben Abweichungen vom „Schema“ sich finden wie bei jenen. Bei hungerleidenden Pilzkolonien ist der Fall nicht selten, daß die Ringe nur als Fragmente — der letzte zuweilen in weitem Abstande von seinen Vorgängern — zur Ausbildung kommen; solche unvollkommene Hexenringsysteme erinnern in dieser Beziehung besonders an die mit Silbernitratgelatine erzielbaren Niederschlagsfiguren.

Anastomosierende Hexenringe habe ich bisher nicht beobachtet; wohl aber treten bei nachbarlicher Beeinflussung mehrerer Myzelplatten dieselben exzentrischen Kurven auf wie bei unseren Gallertversuchen. An Fig. 36 läßt sich durch Messung leicht bestätigen, daß an der Grenze zwischen benachbarten Ringsystemen die einzelnen Zonen weiter voneinander entfernt sind als an den anderen Teilen (in der Figur rechts!), so daß dasselbe „Abrundungsbestreben“ zum Ausdruck kommt wie etwa an den in Fig. 38 und 45 b dargestellten Chromatringsystemen. Die oben gegebene Erklärung macht uns auch diese Erscheinung verständlich: innerhalb des Bereiches, welcher an zwei Myzelscheiben seine Stoffe abzugeben hat, wird deren Konzentration naturgemäß eine geringere sein, als an anderen Stellen; je geringer aber die Konzentration der disponiblen Stoffe, um so größer wird, wie wir bereits oben sahen, das Intervall zwischen benachbarten Ringen.

Actinomyces annulatus wächst, wie Beijerinck (1912 a. a. O.) mitteilt, nicht immer in Kolonien mit deutlicher konzentrischer Schichtenbildung, sondern es wurden zuweilen auch Bilder, wie das in Fig. 53 wiederholte beobachtet; einige sektorartige Teile der Platte zeigen die bekannte Zonenbildung, die dazwischenliegenden keilförmigen Stücke lassen solche gar nicht oder nur ganz abgeschwächt erkennen. Beijerinck spricht die ungleichartige Ausbildung des Mikroorganismus in verschiedenen Teilen der Kolonie als Sektormutation an.

Die Beijerinckssche Figur läßt mich noch an eine andere Möglichkeit denken: auch an unseren Silberchromatplatten treten sektorartig orientierte Keile auf, an welchen die deutliche, regelmäßige Zonenbildung aussetzt und die bald fast bis zum Diffusionszentrum reichen, bald nur bescheidenere Länge erreichen; das Silberchromat wird an diesen Teilen der Platte entweder diffus abgeschieden, oder die Niederschlagsringe zeigen nicht die Schärfe wie an anderen Teilen (Fig. 38 oder 39). Oft findet sich an der Spitze des Sektors eine Brechung der Ringlineatur, wie wir sie oben besprochen haben (vgl. Fig. 11); ferner treten solche Sektoren, wie wir gehört haben (oben p. 68), über den Verarmungszonen zwischen zwei benachbarten Diffusionsfeldern auf; in noch anderen Fällen läßt sich über die Faktoren, auf deren Einwirkung die Sektorbildung zurückzuführen ist, bei der Durchmusterung der Chromatplatten nichts ermitteln. Mit den Sektoren des Beije-

RINCKschen Organismus stimmen die in vitro beobachteten auch hinsichtlich ihrer geschwungenen, nicht geradlinig radial verlaufenden Grenzen überein. — Wenn wir die regelmäßige Zonenbildung bei *A. annulatus* (Fig. 36) auf einen regelmäßigen Fortgang der Diffusionsvorgänge zurückführen dürfen, wird es gestattet sein, bei den in Fig. 53 dargestellten Bildern an Störungen dieser Vorgänge zu denken, über deren Natur sich freilich um so weniger sagen läßt, als wir nicht einmal über die Ursachen der analogen „Störungen", die im „anorganischen Experiment" zum Ausdruck kommen (Kapitel II), orientiert sind.

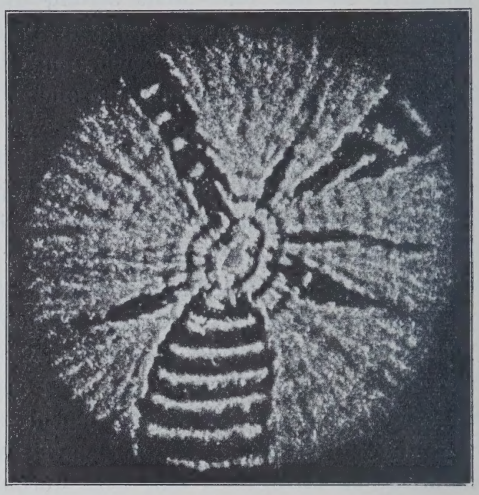

Fig. 53. Unvollkommene Ringbildung bei *Actinomyces annulatus*. (Nach BEIJERINCK.)

Mit BEIJERINCKS Auffassung von der Mutabilität des *Actinomyces* wäre diese Deutung der Sektorentstehung wohl noch vereinbar: für die in Fig. 36 dargestellte Form ist der regelmäßige Fortgang der Diffusionsvorgänge ebenso charakteristisch, wie vielleicht für eine Mutante (Fig. 53) die Störungen in diesen Vorgängen es sind.

Tritt man mit der Erinnerung an die Bilder, die sich nach LIESEGANGS und ähnlichen Methoden in kolloidalen Medien erzielen lassen, an die Formenwelt der Diatomeen heran, so wird man erstaunt sein, in den Strukturverhältnissen ihrer Schalen eine außerordentlich reich variierte Wiederholung der anorganischen Zonenbilder zu finden, in welchen gleichsam alles rekapituliert wird, was wir bisher für mono- und polyzentrische Diffusionsfelder zu beschreiben gehabt haben. Abgesehen von den seltsam gezeichneten Blüten der Orchideen und verschiedener dikotyler Familien ist mir keine Gruppe vegetabilischer Gebilde bekannt geworden, welche an Kompliziertheit der auf Diffusionserscheinungen zurückführbaren Differenzierungen den Diatomeen nahe käme. Anstatt der ausführlichen Behandlung, die sie verdienten — für die Zellenlehre verspricht eine solche wertvolle Aufschlüsse — kann ich ihnen hier nur einen kurzen Abschnitt widmen.

An den Strukturen, um die es sich handelt, und die ich für zurückführbar auf Diffusionsvorgänge halte, haben die zentrischen Diatomeen ebenso sehr teil wie die pennaten.

Bei den zentrischen Diatomeen bekundet sich im einfachsten Fall die Uebereinstimmung mit den Diffusionsbildern darin, daß in der Schalenansicht lauter konzentrische, äußerst regelmäßig gezeichnete Kreise erscheinen, deren Peripherie von irgendwelchen Unebenheiten in der Schale gebildet wird: drei breite konzentrische Ringe zählte ich bei *Campylodiscus Daemelianus* Grunow, 15 und mehr Ringe bei Formen des *Arachnoidiscus Ehrenbergii* Bailey und anderer *Arachnoidiscus*-Arten; ungefähr 30 fand ich bei *A. Ehrenbergii* var. *Oamaruensis* A. S.[1]) Ich habe mit Hilfe der chromierten Gelatineplatten und der Fällung mit Silbernitrat niemals eine so große Zahl wohlausgebildeter Ringe, deren Verlauf nirgends eine Störung von der im zweiten Kapitel beschriebenen Art unterbricht, erhalten, da bei den Gelatineversuchen früher oder später Anastomosen, Verzweigungen, Zickzackverkettungen und ähnliches sich einstellen. Es ist von Wichtigkeit zu konstatieren, daß auch bei den Diatomeenschalen vieler Arten die Kreise in der Nähe des Randes analoge Störungen wie die Chromatringe aufweisen, und durch zahlreiche Anastomosen ein eng geflochtenes Netzwerk liefern können (*Arachnoidiscus Ehrenbergii* var. *californica* A. S. u. a.).

Fast bei allen Pennaten ist die Querstreifung der Schalen mehr oder minder gut zu erkennen; entweder sie zieht sich über die Schale in ihrer ganzen Breite (Schalenansicht) oder bleibt auf die Ränder beschränkt (*Navicula-*, *Surirella*-Arten u. v. a.); entweder es entwickelt sich ein Liniensystem über die ganze Breite der Zelle, oder die beiden Hälften entwickeln zwei Zonenkolumnen, deren Glieder gegeneinander interferieren (vgl. Fig. 14 oder 21 b). Auch bei zentrisch gebauten sektorenartig geteilten Schalen zeigen die Querstreifen der einzelnen Sektoren oft deutliche Interferenz (*Arachnoidiscus ornatus* Ehrb. u. a.). Sehr auffallend ist die Aehnlichkeit zwischen Diatomeenschalenstruktur und den Niederschlagsbildern der Chromatgelatineplatten, z. B. bei *Schuettia annulata* (Wall.) de Toni. Daß zwischen divergierende Linien Streifen von geringerer Länge eingeschoben erscheinen, ist eine bei Diatomeen häufige Erscheinung (vgl. Fig. 27 b, *Achnanthidium*-Arten).

Zonenstreifen, die einem ursprünglich strichförmigen, allmählich sich abrundenden Diffusionsfeld entsprechen, kommen z. B. bei *Cocconeis probata* A. S., *C. contermina* A. S., *C. voluta* Brun usw., in anderer Form bei *Campylodiscus clypei* Ehrb. u. a. vor.

Sehr häufig ist der Fall, daß Zeichnungen entstehen, die auf die Entwicklung polyzentrischer Diffusionsfelder schließen lassen. Die Wirkung von zwei gleich großen Diffusionsfeldern, zwischen welchen eine Verarmungszone erkennbar bleibt, finde ich in der Schalenstruktur der *Surirella deflexa* A. S. In anderen Fällen liegt der Struktur die Wir-

1) Dieses und manche der folgenden Angaben nach den in Schmidts Diatomeenatlas vereinigten Abbildungen.

kung von drei, vier, fünf, sechs oder noch mehr Diffusionsfeldern zugrunde, die sich — ebenso wie sie es auf den Gelatineplatten tun — sektorenartig nach der Mitte hin zuspitzen (vgl. Fig. 45 b) und im Zentrum ein Verarmungsfeld von wechselnder Ausdehnung frei lassen. Da die Anordnung der Diffusionszentren sehr regelmäßig ist und der Lage der Ecken eines regulären Polygons entspricht, haben die Diffusionsfelder die Gestalt von stumpf-, recht- oder spitzwinkligen, gleichschenkligen Dreiecken — je nach der Zahl von Feldern, die um einen Punkt gruppiert sind; — die Spitze der gleichschenkligen Dreiecke ist der Mitte zugewandt, die Felder selbst können wieder durch die eine oder andere Struktur weitere gesetzmäßige Gliederung erfahren. Vier Diffusionsfelder sind für manche *Aulacodiscus*-Arten anzunehmen. Sechs Sektoren finden sich in auffällig scharfer Ausbildung bei verschiedenen *Actinoptychus*-Arten, acht bei *Aulacodiscus anthoides* A. S.; 17 Sektoren zählte ich bei *Actinodiscus barbadensis* Grev. Zahlreiche Sektoren weisen *Asteromphalus*-Arten auf u. a. m. Die Diffusionstheorie will selbstverständlich nicht Zahl und Anordnung der Diffusionszentren erklären, sondern nur die Umrisse der um die Zentren sich bildenden Diffusionsfelder.

Nahe verwandt mit diesen Bildungen sind diejenigen polyzentrischen Gebilde, bei welchen um ein Zentrum sich Scharen von Kurven regelmäßig in der Weise ordnen, wie es z. B. in Fig. 41 oder 42 zum Ausdruck kommt. Bei *Triceratium lineatum* Grev. liegen drei Scharen von Kurven um den Mittelpunkt verteilt, bei *Aulacodiscus excavata* A. S. u. a. fand ich vier Scharen, deren jede aus zwei Kurven bestand. Bei *Aulacodiscus crucifer* Shadb. (?) liegen drei hyperbelähnliche Kurven, nicht Scharen von solchen, zwischen drei stumpfwinklig in einem Punkt sich schneidenden Asymptoten. Fünf Diffusionszentren, die zueinander liegen wie Ecken und Mittelpunkt eines Quadrats, sind wohl für die Struktur des *Solium exculptum* Heib. und ähnliche Formen anzunehmen.

In allen genannten Fällen besteht der Bauplan, in den sich die Strukturlinien und -punkte der Diatomeenschalen einordnen lassen, aus Motiven, die sich durch einfache Versuchsanstellung der oben beschriebenen Art leicht nachahmen lassen; in weiteren Fällen, deren Darlegung uns zu weit führen würde, ist das Strukturbild komplizierter und erinnert einigermaßen an die von Leduc durch planmäßiges Auftragen zahlreicher Diffusionszentren gewonnenen Bilder[1]).

Auf interessante Einzelheiten, wie z. B. die Umordnung paralleler Streifen zu radial geordneten (*Auliscus sculpatus* [Sm.] Ralfs u. a. *Au.*-Arten; vgl. hierzu Fig. 20 a und b) u. a. m., kann ich hier nicht näher

1) Leduc, St., Das Leben in seinem physikalisch-chemischen Zusammenhang, 1912, Fig. 5, 6, 7 u. a.

eingehen. Ich beschränke mich darauf, noch die sehr feinen polyedrischen Felderungen zu erwähnen, die an den Schalen vieler Diatomeengattungen auftreten. Die Frage ist, ob die Rahmen der polyedrischen, meist sehr regelmäßig sechseckigen Felder als Verarmungszonen zwischen zahlreich nebeneinander liegenden Diffusionszentren aufzufassen sind, wie wir es früher für die polygonalen Tüpfel mancher Gefäßmembranen für nötig erkannt haben (Fig. 45a und b), oder die Entstehung der Felderform von PLATEAUS Gesetzen uns beherrscht zu denken haben. Im wesentlichen gehorcht die Zeichnung der Diatomeen denselben Gesetzen wie die Lamellen eines Seifenschaums oder widerspricht ihnen wenigstens nicht; mustert man die Schalen genau, so findet man in der Mitte der zentrisch skulpturierten Schalen oder auch anderweitig zwischen regulären Sechsecken allerhand „Ausnahmen", die sich mit den PLATEAUschen Gesetzen nicht in Einklang befinden, wohl aber den oben erwähnten polyzentrischen Diffusionsfeldern oder Feldergruppen (Fig. 45b) entsprechen (Beobachtungen an *Actinoptychus*- und *Aulacodiscus*-Arten). —

Die Entstehung der Septen auf den Zwischenbändern mancher Diatomeen bedeutet eine im Raume sich abspielende Zonenbildung. —

Die Diatomeen sind diejenige Pflanzengruppe, bei welcher durch Diffusion unbekannter Stoffe Differenzierungen in der Membran veranlaßt werden, welche in hohem Maße artcharakteristisch sind. „Daß irgendeine der allgemeinen Tatsachen der Morphologie und Entwicklunsgeschichte der organischen Formen etwa in der Weise durch die chemische Natur des Substrates bedingt sei, wie etwa die Würfelform unfehlbar dem Chlornatrium zugeordnet ist", hält BERTHOLD für sehr wenig wahrscheinlich[1]); die Membranstrukturen der Diatomeen, mit welchen der Systematiker arbeitet, und auf deren Ursachen die LIESEGANGschen Phänomene Licht zu werfen geeignet scheinen, werden uns aber von der Existenz und der Erforschbarkeit der von BERTHOLD in Frage gezogenen engen Beziehungen zwischen der Morphologie pflanzlicher Lebewesen und ihrem chemischen Bau überzeugen dürfen.

1) BERTHOLD, G., Studien über Protoplasmamechanik, 1886, 83.

IV.

Man hat die dunkelstreifigen zylindrischen Organe der oben erwähnten Araceen wegen ihrer seltsamen Zeichnung mit Schlangen verglichen. Die von STAHL vertretene Meinung von der ökologischen Bedeutung dieser Aehnlichkeit[1]) werden gewiß nicht alle Botaniker teilen; die formale Uebereinstimmung selbst läßt sich aber nicht bezweifeln.

Bei *Eulalia japonica* (Fig. 6) und ähnlichen panaschierten Gewächsen von Zebrastreifung zu sprechen, ist sehr anschaulich: die Streifung im Fell mancher Tiere stimmt im wesentlichen mit der Zeichnung der von uns oben erörterten und anderer ähnlicher Pflanzen überein.

Diese Uebereinstimmungen in der Zeichnung bei Vertretern beider Organismenreiche ist keine zufällige oder bedeutungslose. Nachdem es uns gelungen ist, sie bei den Pflanzen mit den Wirkungen kolloidaler Körper auf die Diffusion wasserlöslicher Körper zurückzuführen, verliert die Uebereinstimmung ihr Ueberraschendes; wenn bei toten Gelen in unserer Glasschale oder bei der Entstehung der Achate[2]) im wesentlichen dieselben Linienfolgen entstehen wie bei der Entwicklung vieler pflanzlichen Organe — warum sollten sie bei der Differenzierung tierischer Organe ausbleiben?

Man hat bereits die Zonen, die in den gestreiften Muskelfasern so deutlich erkennbar sind, die Zonenbildung im Knochengewebe[3]), die Struktur der Perlmutter[4]) und ähnliche Schichtungsphänomene mit LIESEGANGS Ring- und Streifensystemen ätiologisch auf eine Stufe gestellt; künftige Untersuchungen werden gewiß noch mit vielen anderen Strukturen bekannt machen, deren Zustandekommen durch einen Vergleich mit den LIESEGANGschen Diffusionsfiguren verständlich werden kann; ich verweise hier noch auf die „Spiralfasern" in den Tracheen der Insekten oder in den Spermien mancher Tiere und mache auf die Struktur der von BIEDERMANN

1) STAHL, E., Ueber bunte Laubblätter. Ein Beitrag zur Pflanzenbiologie, II Ann. jard. bot. Buitenzorg, 1896, **13**, 137).

2) LIESEGANG, R. E., Die Entstehung der Achate (Centralbl. f. Min., Geol. u. Paläont., 1910, No. 19, 593); Achatprobleme (ibid., 1911, No. 16, 497).

3) LIESEGANG, Schichtungen (Naturwiss. Wochenschr., 1910, N. F. **9**, 641.)

4) LEDUC, a. a. O.

studierten „geformten Sekrete“ aufmerksam[1]), die zum Teil in ganz auffälliger Weise mit den unseren Schilderungen zugrunde liegenden Gelatinediffusionsbildern und den mit diesen verglichenen pflanzlichen Strukturen übereinstimmen[2]); diese Aehnlichkeit zwischen tierischen und vegetabilischen Objekten ist von Biedermann bereits eingehend gewürdigt worden[3]); ferner mache ich auf die mit schraubiger Leiste ausgestatteten Borsten gewisser Polychäten (*Sthenelois*) und die gitterförmigen und spiralbandähnlichen Perforationen im Kiemensack der Ascidien aufmerksam; es muß für diese und ähnliche Fälle den Zoologen überlassen bleiben, zu entscheiden, ob die Entwicklungsgeschichte der in Rede stehenden Gebilde die Diffusionstheorie anwendbar erscheinen läßt oder nicht.

Wir wollen uns in den nachfolgenden Erörterungen darauf beschränken, eine Reihe zoologischer Objekte auf die Erscheinungen grober, makroskopisch deutlich wahrnehmbarer „Zeichnungen“ zu prüfen, die ich hier in den Vordergrund stelle, weil sie formal in sehr weitgehendem Maße mit den an Pflanzenteilen auftretenden farbigen Streifungen usw. übereinstimmen, und weil ferner ihr Auftreten bei Lebewesen, die verwandtschaftlich so wenig wie nur möglich mit den in den vorangehenden Kapiteln behandelten Objekten zu tun haben, meine Erklärungsversuche für diese zu stützen scheint. —

Unter den Wirbellosen liefern uns die Schnecken und Schmetterlinge, jene mit den Musterungen ihres Gehäuses, diese mit der erstaunlich mannigfaltigen Zeichnung ihrer Flügel, eine Fülle von Analogis mit den Diffusionsbildern der Chromat- und Kristallisationsplatten.

Ueber die Schmetterlinge hat Gebhardt[4]) unlängst in dem uns hier beschäftigenden Sinne berichtet; nach ihm läßt sich die Zeichnung ihrer Flügel nicht schwieriger als die der Liesegangschen Platten auf relativ einfache Diffusionsvorgänge zurückführen. Von der Berechtigung seines Vergleichs wird sich jeder, der die nach Liesegangs Methoden erzielbaren Figuren in Erinnerung hat, bei der Durchsicht einer Schmetterlingssammlung überzeugen lassen müssen. Mir sind keine Diffusionsbilder auf den Chromatplatten begegnet, die nicht mit den Zeichnungen irgendwelcher Lepidopterenspecies ohne Zwang verglichen werden könnten — und umgekehrt. Man vergleiche z. B. die an *Papilio podalirius* L. auftretenden halblangen Streifen in den Räumen zwischen divergent verlaufenden längeren mit unserer Fig. 27 b, die netzige Struktur der *Urania Ripheus* mit der Zeichnung der oben abgebildeten *Dracaena* (Fig. 30) oder mit den Verdickungsleisten gewisser Netzgefäße, die Streifenkolumnen auf den Flügeln der auch von

1) Biedermann, W., Ueber die Bedeutung von Kristallisationsprozessen bei der Bildung der Skelette wirbelloser Tiere, namentlich der Molluskenschalen (Zeitschr. f. allg. Phys., 1902, **1**, 154); Geformte Sekrete (ibid., 1903, **2**, 395).

2) Vgl. z. B. Biedermann, 1903, a. a. O., tab. V, fig. 25.

3) Biedermann, 1903, a. a. O., 444 ff.; vgl. namentlich auch Biedermann, Phys. d. Stütz- und Skelettsubstanzen. (Winterstein, Handb. d. vergleich. Phys., 1912/12, **3**.)

4) Gebhardt, W., Die Hauptzüge der Pigmentverteilung im Schmetterlingsflügel im Lichte der Liesegangschen Niederschläge in Kolloiden (Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. 1912, 179). — Herr Prof. Borgert hatte die Güte, noch nach Abschluß meines Manuskriptes mich auf diese Publikation aufmerksam zu machen. Ich konnte hiernach von der Mitteilung meiner eigenen Beobachtungen an Lepidopteren um so mehr absehen, als Gebhardt eine ausführliche Darlegung seines Themas in Aussicht stellt.

Gebhardt herangezogenen *Brahmaea Witteï* mit den zwischen radialen Streifungen gelegenen gekrümmten Zonen des „kleinen Rhythmus", die sich in Chromatgelatineplatten (Fig. 2 a und 3) bilden. Es kann nicht zweifelhaft sein, daß Gebhardt mit seiner Publikation ein äußerst fruchtbares Kapitel zur Sprache gebracht hat, dessen Reichtum botanischerseits nur die Mannigfaltigkeit in den Zeichnungen der Blüten und der Membranskulptur der Diatomeen an die Seite gestellt werden kann. — Ich möchte noch darauf hinweisen, daß an den Flügeln sehr vieler Schmetterlinge die Zonen mit großer Deutlichkeit eine ganz ähnlich polarisierte Beschaffenheit aufweisen, wie die Liesegangschen Zonen (*Saturnia pavonia* L., *Physania agrippina*, *Eucosmia certata* Hb., *Larentia*-Arten u. v. a.), daß die Ocelli mancher Lepidopteren exzentrische Ringsysteme darstellen, wie die von uns auf Gelatine erzeugten (p. 65, z. B. bei *Attacus Pernyi* Guér u. v. a.), daß die „Rieselzeichnung" mancher *Cossus*-Arten die Zonenbildung des großen und kleinen Rhythmus wiederholt; sogar die Ocelli-Umrahmung mit heterochromatischen Ringen und die Lemniskatenumrahmung benachbarter Ocelli sind uns aus den Gelatineexperimenten bekannt. Die Diffusionstheorie läßt es schließlich nicht überraschend erscheinen, wenn die Fühler gewisser Lepidopteren in rhythmischem Wechsel hell und dunkel gefärbt erscheinen, die Glieder dieses Rhythmus aber mit den morphologischen Gliedern der Organe nicht koinzidieren (*Sesia spheciformis* Gerning). — Bei den Coleopteren wiederholen sich ähnliche Zeichnungsmotive, allerdings ohne an Mannigfaltigkeit mit der Musterung der Lepidopteren wetteifern zu können; ich erinnere an die Bänderungen, die die Flügeldecken der *Clytus*- und *Necrophorus*-Arten aufweisen und ähnliche Färbungen bei Bugrestiden, Cerambyciden und Curculioniden.

Unter den Schnecken zeigen nur einige einheimische Formen noch dazu recht unauffällige Analoga zu den Liesegangschen Zonen (z. B. *Helix arbustorum* L.). Von den ausländischen sind es namentlich Angehörige der Volutiden, Trochiden, Cassididen, Mitriden, ferner die Achat- oder Zebraschnecken (*Achatina*) u. v. a., bei welchen wir einfache, parallele Zonen, anastomosierende Bänder, solche mit Frakturen und interferierenden „Teilstücken", kontinuierliche und in Punkt- und Fragmentreihen anderer Art aufgelöste finden können. Deutlich polarisierte Zonen sind bei Schnecken ebenfalls häufig anzutreffen.

Nach denselben Prinzipien wie bei den Wirbellosen gestaltet sich die Zeichnung des Schuppen-, Feder- oder Haarkleides bei den Vertebraten.

Auch bei den Fischen zeigen die einheimischen Vertreter große Armut gegenüber den Tropenbewohnern. Bei *Cottus gobio* L., *Scomber scombrus* L., *Zoarces viviparus* L. finden wir schlichte Querstreifen auf der dorsalen Seite des Tieres, mit schönen äquidistanten Kurven sind die Rücken- und Schwanzflossen von *Salmo fontinalis* Mitch., *Cottus gobio* L., *Lucioperca sandra* Cuvier, *Acerina schraetzer* L. u. a. gezeichnet, bei *Torpedo marmorata* Risso zeigen sich Streifen mit Anastomosen, bei *Pleuronectes Platessa* L., *Silurus glanis* L., namentlich auch beim Tigerfisch (*Trutta fario* L. × *Salmo fontinalis* Mitch.) u. a. kompliziertere Streifenfleckung, die an den in Fig. 15 dargestellten tigroiden Habitus erinnert. Beim Riemenfisch (*Regalecus Banksii* Gthr.) finden wir auf der oberen und unteren Körperhälfte dunkle Querbänder, die gegeneinander interferieren können, schöne Zonenbildung auf den Flossen zeigt z. B. *Lucioperca sandra* Cuvier, tüpfelartige Zeichnung *Esox lucius* L., gehöfte „Augen" *Trutta fario* L., *Tr. trutta* L., *Salmo fontinalis* Mitch.

Will man die Mannigfaltigkeit der im Fischreich möglichen Zeichnungsmotive kennen lernen, so hat man unter den Bewohnern der südlichen Meere Umschau zu halten. Man blättere in dem ichthyologischen Atlas Bleekers[1]) und wird unter dem ungeheuren Reichtum an Musterungen doch nichts finden, was nicht den Diffusionbildern der Liesegangschen Platten entspräche. Parallele Querstreifen auf der dorsalen Körperhälfte finden wir bei *Hexanematichthys sundaicus* Blkr., quergestreifte Flossen bei *Bagarius Buchanani* Blkr., *Leiocassis poecilopterus* Blkr., *Diodon orbicularis* Blkr. Eine schmale Gruppe farbig schön polarisierter Querbänder umgürtet den Leib von *Platophrys myriastes* Blkr., während bei *Brachirus zebra* Sions., *Ophisurus fasciatus* Rich., *Botia hymenophysa* Blkr. u. a. der Körper in seiner ganzen Länge in regelmäßigen Abständen seine Binden trägt. In querverlaufende Punktreihen erscheinen die Streifen auf der Rückenseite des *Clarias batrachius* Blkr. u. a. aufgelöst.

Die Querbinden erfahren dieselben Varianten wie die Niederschlagszonen in unseren Versuchen: Querstreifen — selbständig und durch Anastomosen zu einem Netzwerk verbunden —, gehöfte „Augen", unregelmäßig „tigroide" Zeichnung. Ablenkung der Querstreifen, die sich um die Augen des Tieres radspeichenartig einstellen (vgl. Fig. 20), finden wir bei den *Antennarius*-Arten, z. B. *A. hispidus* Cant., *A. biocellatus* Blkr., *A. moluccensis* Blkr. und dem grotesken *A. goramensis* Blkr. Die gezonte „Antenne" der Fische erinnert an das von Fig. 5 her bekannte Bild.

Auf das Wirken mehrerer Diffusionszentren scheint die polygonale Facettierung der Stockfische zurückzuführen zu sein; Größe der Felder und Beschaffenheit ihrer Rahmen wechseln (*Ostracion phinorrhynchus* Blkr., *O. tetragonus* L., *O. Renardi* Blkr., *O. turritus* Swns., *Crayracion palembagensis* Blkr., *Epinephelus Waandersi* Blkr., *E. dictyophorus* Blkr. u. a.). Bei *Ostracion quadricornis* Art. sieht man zwischen den eckigen Diffusionsfeldern deutlich dieselben schmalen Verarmungszonen, wie an unseren Chromatplatten (vgl. Fig. 45), und in der Mitte der Felder ein durch besondere Pigmentierung kenntliches Diffusionszentrum.

Wenn die Streifungen und Musterungen das Produkt von Diffusionsvorgängen sind, so wird verständlich, daß sich die Bänder über ungleichartige Organe so oft gleichmäßig fortsetzen, über Körper, Kiemen und Flossen, über Schuppen und Augen. „Bei *Acanthurus triostegus* Bl. (Sumatra) zieht einer der braunen (Spiritusexemplar) Streifen, die den Körper zeichnen, über die Iris hinweg . . . Weitere Beispiele dieser Art liefern die Genera *Chelmo* und *Chaetodon*. Bei *Chaetodon vittatus* zieht die Pigmentbinde schräg von dorsal temporal nach ventral nasal. Die Cornea ist natürlich pigmentfrei, die Iris aber zeigt scharf umschrieben die Pigmentbinde . . . Bei *Ch. striatus* setzt sich die Binde nicht nur über die Iris fort, sondern ist auch auf der Conjunctiva bis in die Randpartien der Cornea hin durch Pigmentierung angedeutet. — Es ist nicht leicht, sich ein Bild von der Art des Geschehens zu machen, das in zwei so weit voneinander verschiedenen Geweben, wie Irisstroma und Epidermis, dieselbe räumliche Anordnung des gleich gefärbten Pigments zustande bringt (Pütter)"[2]). Die oben gegebene Erklärung wird diese Schwierigkeiten beseitigen.

1) Bleeker, P., Atlas ichthyologique des Indes orientales néerlandaises. Amsterdam 1862 ff.

2) Pütter, A., Organologie des Auges. Leipzig 1912, 3. Aufl. 378.

Sehr sinnfällig sind die Uebereinstimmungen, welche zwischen den Zonen der Fischschuppen und den Liesegangschen Ringen bestehen; von den Fischen, die ich bisher in dieser Richtung untersucht habe, lieferte mir die Forelle die anschaulichsten Bilder. Die Zonen verlaufen in ihren Schuppen als exzentrische Ringe (vgl. Fig. 37); meist sind aber nur in den innersten Teilen der Schuppen vollkommene Ringe entwickelt, und es folgen nach außen Schichten mit zahlreichen Anastomosen und Verzweigungen — ungefähr von der Art der in Fig. 49 gezeigten. Daß regelmäßige Spiralen zustande kommen, ist nicht selten; zuweilen sah ich solche schon im Wachstumsmittelpunkt der Schuppen beginnen, so daß es gar nicht zur Bildung von Ringen kam. Ich gedenke später noch ausführlicher auf diese Strukturbilder zurückzukommen. —

Von den Reptilien zeigen meines Wissens die Schlangen und Krokodile die schönsten und einleuchtendsten Beispiele für Zeichnung nach Art der Diffusionsringe; ich erinnere an die Querstreifungen der Schlangen, wie *Vipera aspis* L., *V. berus* L., *Hydrophis cyanocincta* Gthr., *Crotalus horridus* L., *Cr. durissus* L., die verschiedenen *Elaps*-Arten (z. B. *E. coralinus* Wied), die reich gezeichnete *Boa constrictor* L. und *Python molurus* L., bei welchen sich Querstreifungen — manchmal mit deutlicher Interferenz — und „gehöfte" Augen mit Anastomosenbildungen und „tigroiden" Flecken kombiniert zeigen. Aehnliches und andere Modifikationen der Diffusionsbilder — wie Maschenbildungen und Verzweigung der Streifen — wiederholt sich bei den Krokodilen (*Alligator mississippiensis* Daud. u. a.).

Die Federn der Vögel gleichen in ihrem Reichtum an Mustermotiven den Schmetterlingsflügeln und dem Schuppenkleid der exotischen Fische. Deutliche Querstreifungen sind zumal an den Schwanzfedern bei sehr vielen Vögeln entwickelt; *Phasianus Reevesi, Philomachus pugnax* L., *Chrysolophus amherstiae, Urinator arcticus* L., *Gecinus-, Halcyon*-Arten u. v. a. seien hier nur genannt, weil bei ihnen die Zonung besonders auffallend ist. Ueber die Variation der Motive und ihre Kombination ließe sich dasselbe sagen, was oben über die Zeichnung der Schmetterlinge und Fische gesagt worden ist. Wie bei den anderen Tiergruppen finden sich auch hier bei den Vögeln deutlich polarisierte Streifen und solche, deren Umgrenzung nach beiden Seiten gleichartig ist (zarte, zuweilen polarisierte Streifen bei *Perdrix perdrix* L., farbig polarisierte Zonen bei *Alectornis pretiosa* Gm., zahlreichen *Caccabis*-Arten u. a.); „Zwischenlinien", welche den oben beschriebenen der Chromatplatten gleichen, zeigen z. B. *Nyctea nivea* Gray, *Astur palumbarius* L. und andere Strigiden; prachtvolle Tigroidzeichnung *Argusianus giganteus* ♀, *Tetrax tetrax* L. u. a. m. Bei den Schwanzfedern der *Menura superba* Davies sind die Zonen nicht nur in der Farbe, sondern namentlich auch durch die morphologische Ausbildung der zu ihnen gehörigen Fiederanteile voneinander unterschieden. Das ganze Repertoir der Diffusionsbilder rekapituliert in mannigfaltigster Abwandlung z. B. das Gefieder der Phasianiden (*Pavo cristatus* L. u. v. a., namentlich *Argusianus argus* L.); selbst komplizierte Zeichnungsmotive konnte ich bei meinen Chromatgelatineplatten und Kristallisationsversuchen künstlich hervorrufen.

Ich darf es unterlassen, auf die Nennung und nähere Erläuterung weiterer instruktiver Beispiele einzugehen, da Herr Prof. Gebhardt bereits (a. a. O. 1912) das Erscheinen einer unter seiner Leitung entstandenen Arbeit über die Federn der Vögel in Aussicht gestellt hat.

Die Säugetiere zeigen Zonenbildung ebenso deutlich an einzelnen Haaren und Stacheln wie an der Gesamtheit ihres Felles. Beispiele für die erste Reihe liefern vor allem die Stacheln der *Histrix cristata* L., weiterhin im kleinen die Haare des *Cuniculus cuniculus* L. u. a. Die Zeichnung des Felles, die auf dem ganzen Rumpf oder auf seiner Dorsalseite, auf den Extremitäten oder am ganzen Körper des Tieres auftritt oder mit besonderer Deutlichkeit wenigstens den Schwanz ausstattet, ist ebenso wie die Zeichnung der Vogelfedern vom phylogenetischen Gesichtspunkte aus schon wiederholt behandelt worden; sie wiederholt dieselben Motive, die wir bei den anderen Tiergruppen zu nennen gehabt haben; dorsale parallele Querstreifen weisen z. B. *Thylacinus cynocephalus* Harr. und *Myrmecobius fasciatus* Wtrh. auf, anastomosierende Streifen hat *Felis tigris* L., gehöfte „Augen“ *Felis onça* L. Schließlich sei noch auf die Streifung der Zebraarten (*Hippotigris*) und der Zebroide erinnert. Darwins Ableitung der verschiedenen Zeichnungsarten voneinander ließe sich leicht mit der Diffusionstheorie in Einklang bringen.

Schlußbemerkungen.

Die vorliegende Arbeit verfolgt den Zweck, eine Reihe von Strukturen der Organismen durch den Vergleich mit ähnlichen experimentell erzielbaren Formen toten Materials kausal verständlich zu machen.

„Anorganische Experimente", welche den Forschungsaufgaben des Botanikers dienen sollen, liegen bereits in nicht geringer Zahl vor. Ich erinnere nur an Traubes künstliche Zelle, Leducs „osmotische Gewächse", an die künstlichen Stärkekörner, die Nägeli und Bütschli erzeugt haben, an die künstlichen Aleuronkörner Thompsons, an die Protoplasmastudien von Berthold, Bütschli, Errera, Heidenhain, Quincke, Rhumbler, Robertson u. v. a. und an die von Roux demonstrierte Selbstkopulation von Tropfen.

Ueber den Wert solcher Versuche einerseits, andererseits über die Gefahren, vor welchen der Forscher sich bei Verwertung ihrer Ergebnisse hüten muß, hat Roux[1]) sich klar und kritisch geäußert: „Der Vorzug dieser Versuche besteht darin, daß wir die gestaltenden Kräfte hierbei von der Physik und Chemie her kennen oder sie doch relativ leicht ermitteln können; der Nachteil aber ist der, daß es selbst bei sehr vollkommener Uebereinstimmung der anorganischen mit den organischen Gestaltungen doch überaus schwer ist, von den Ursachen des anorganischen Geschehens mit Sicherheit auf diejenigen des organischen Geschehens zu schließen."

„Ehe aus der Aehnlichkeit der Wirkungen einer anorganischen Komponente mit organischen Gestaltungen mit Sicherheit auf eine Identität der Ursachen geschlossen werden darf, sind zweierlei Nachweise zu erbringen.

Erstens der Nachweis der wirklichen Uebereinstimmung in allen besonderen, d. h. für die angenommenen Ursachen charakteristischen

1) Roux, W., Ueber die Bedeutung „geringer" Verschiedenheiten der relativen Größe der Furchungszellen für den Charakter des Furchungsschemas, nebst Erörterung über die nächsten Ursachen der Anordnung und Gestalt der echten Furchungszellen. (Arch. f. Entwicklungsmechanik, 1896, **4**, 1, bes. 70 ff.) Vgl. ferner Programm und Forschungsmethoden der Entwicklungsmechanik der Organismen, Leipzig 1897, 113 ff.

Wirkungen bis in die Merkmale zweiter und eventuell dritter Ordnung. Diese Uebereinstimmung ist nicht nur in normalen Verhältnissen, sondern besonders auch in anderen, von uns experimentell hervorgebrachten Verhältnissen, in denen die Wirkung der angenommenen Komponente abgeschwächt oder verstärkt sein müßte, zu prüfen.

Zweitens ist der Nachweis des Bestehens der sogenannten ‚Vorbedingungen' der entsprechenden Wirkung dieser Komponente, also richtiger bezeichnet, der Nachweis des Vorhandenseins auch der anderen Komponenten, die zur bezüglichen Wirkung der ins Auge gefaßten ‚Hauptursache' mit nötig sind, zu erbringen". —

Fragen wir uns, wie es mit den Stützen der auf den vorliegenden Blättern vorgeschlagenen Lehre steht, so ist zunächst klar, daß es sich bei ihr nur um eine Theorie handeln kann: die wirksamen Stoffe, deren Diffusion nach ihr allerhand rhythmisch wechselnde Differenzierungen hervorrufen, sind nicht bekannt, sind nicht zu isolieren und können nicht im Experiment willkürlich und planmäßig in die lebende Zelle, in die Gewebe lebender Organe eingeführt und in ihrer Wirkung auf diese studiert werden.

Den von Roux formulierten Forderungen an eine von den Ergebnissen des „Anorganischen Experimentes" abgeleitete Theorie wird andererseits die hier vorgetragene genügen: als „Vorbedingung" für das Zustandekommen der Zonen in vitro kommt das kolloidale Substrat in Betracht, in dem sich die Diffusionsvorgänge abspielen. Daß die Organismen vorzugsweise aus kolloidalem Material bestehen, wird niemand bezweifeln.

Den von Roux an erster Stelle geforderten Nachweis der Uebereinstimmung zwischen den experimentell erzielten toten und den lebenden Strukturen haben wir namentlich im zweiten und dritten Kapitel dadurch zu erbringen versucht, daß wir die mannigfaltigen Formvarianten, die an den Liesegangschen Zonen auftreten können, genau studiert und bei der Beschreibung unserer organischen Objekte alle jene Merkmale zweiter und dritter Ordnung an den Organismen haben wiederkehren sehen. Um den Einwand zu entkräften, daß bei einer Gruppe vegetabilischer Strukturen die Aehnlichkeit mit den in vitro erzeugten eine „zufällige" sein könne, habe ich die Beispiele tunlichst gehäuft und den verschiedensten Gruppen des Pflanzenreichs entnommen. Erscheinungen, die an Kolloiden sich abspielen, werden in Anbetracht der kolloidalen Natur alles Lebendigen an Organismen jeder Art erwartet werden dürfen; in der Tat haben wir sie an Vertretern des Tier- und Pflanzenreiches wiederfinden können. —

Die Bedeutung der Liesegangschen Diffusionsbilder für das kausale Verständnis der an vegetabilischen Objekten wahrnehmbaren rhythmischen Strukturen liegt offenbar in dem durch die Gelatineversuche erbrachten Nachweis, daß rhythmische Strukturen auch

ohne rhythmische Einwirkung der Außenwelt zustande kommen und daß bereits einfache Diffusionsvorgänge rhythmische Strukturen entstehen lassen können.

Alle Rhythmen, von welchen in der vorliegenden Arbeit die Rede war, sind morphologische. Keine geringere Rolle als sie spielen die dynamischen Rhythmen im Leben der Pflanze. Auch zu ihrer kausalen Beurteilung haben die Ergebnisse der chemisch-physikalischen Forschung wichtige Beiträge geliefert; — ich meine die rhythmischen, „pulsierenden" Reaktionen, die in neuester Zeit namentlich von Bredig und seinen Mitarbeitern studiert und — wohl mit gutem Recht — mit den an lebenden Gebilden auftretenden Rhythmen in Parallele gebracht worden sind[1]). Schichtet man auf gut gereinigtes Quecksilber neutrale oder sehr schwach alkalische Wasserstoffsuperoxydlösung, so liefert diese bei Zimmertemperatur sehr bald ein „pulsierendes System" d. h. die Sauerstoffbläschen steigen von der Metalloberfläche in regelmäßigem Rhythmus auf.

Die Kenntnis von diesem Vorgang, der „vielleicht als ein Modell für einen enzymatischen Prozeß in einem heterogenen System", wie man es in der Zelle vermuten darf, aufzufassen ist[2]), verspricht auch für die Pflanzenphysiologie wertvoll zu werden: auch im Pflanzenkörper sind vielleicht Stoffe vorhanden, welche miteinander rhythmisch verlaufende Reaktionen geben, und ohne rhythmisches Zutun der unbelebten Außenwelt oder der lebendigen Nachbarschaft einer Zelle oder eines Organs diese letzteren unter rhythmisch wechselnde Bedingungen bringen und zu rhythmisch wechselnden, ungleichartigen oder doch graduell verschiedenen Wachstumsleistungen oder Reaktionen anderer Art veranlassen. Wie wir uns das Zustandekommen dieser wechselnden Beeinflussungen auch bei stetig wirkenden Außenbedingungen vorstellen dürfen, machen uns die in vitro beobachteten Bredigschen Rhythmen klar.

Auf ähnliche Phänomene sind in letzter Instanz vielleicht auch diejenigen Rhythmen zurückführbar, welche die Physiologen durch rhythmische Schwankungen in der Erregbarkeit erklären, und die durch ein der Reizreaktion folgendes Refraktärstadium zustande kommen[3]).

---

1) Vgl. Ostwald, Wilh., Periodische Erscheinungen bei der Auflösung des Chroms in Säuren. (Zeitschr. f. phys. Chemie, 1900, **35**, 33, 204); Bredig, G., und Weinmayr, J., Eine periodische Kontaktkatalyse. (Zeitschr. f. phys. Chemie, 1903, **42**, 601); Bredig, G., und Kerb, J. W., Ueber die elektrische Reizschwelle katalytischer Pulsationen (Verhandl. naturhist.-mediz. Ver. Heidelberg, 1909/10, N. F., **10**, 23); Bredig, G., und Wilke, E., Erzeugung und Beeinflussung katalytischer Pulsationen durch elektrische Ströme. (Biochem. Zeitschr., 1908, **11**, 67.) Dort auch weitere Literaturzitate. — Ueber vermeintlich „pulsierendes" Kristallwachstum s. o. p. 80.

2) Höber, R., Physikalische Chemie der Zelle und Gewebe, 3. Aufl., 1911, 621.

3) Vgl. z. B. Verworn, M., Die Biogenhypothese, Jena 1903, 107.

Auch dem Pflanzenphysiologen sind Erscheinungen bekannt, deren Rhythmik möglicherweise auf dem hier angedeuteten Wege kausal verständlich werden könnte; ich erinnere an die Umkehr in der Richtung des Plasmastromes (Hofmeister, Vouk u. a.), an Systole und Diastole der Vakuolen der Peridineen, das „Schrittwachstum" der Zellen (Raciborski) und die rhythmisch sich wiederholenden Nutationen.

Wenn wir eine Zelle, ein Gewebe oder ein Organ rhythmisch reagieren, aber die wirksamen Faktoren der Außenwelt nicht in entsprechendem Rhythmus wechseln sehen, kann kein Grund vorliegen, gegen die Annahme eines „inneren Rhythmus" sich zu sträuben; andererseits wäre es ein übereilter Verzicht auf die chemisch-physikalische Erforschung des Phänomens, wollte man den Grund der „autogenen" Rhythmen in einem dem lebenden Plasma eingeborenen Bedürfnis zu rhythmischem Wechsel suchen: das Plasma vollbringt rhythmisch wechselnde Leistungen, weil es in rhythmischem Wechsel verschiedenartig beeinflußt — und zwar unabhängig von irgendwelchem rhythmischen Geschehen in der Außenwelt lediglich durch rhythmisch erfolgende Veränderungen der im System selbst liegenden Faktoren beeinflußt wird.

Die Versuche der Chemiker lehren uns ferner ebenso wie unsere Beobachtungen an Kolloidplatten, daß man die Intervalle der Rhythmen durch allerhand Bedingungen beeinflussen, ja sogar das Zustandekommen des Rhythmus unterdrücken kann; auch in biologischen Fragen wird der Nachweis, daß man einen Rhythmus verändern, ja sogar ausschalten kann, nicht als Beweis dafür angesehen werden dürfen, daß er da, wo er in der Natur sich bemerkbar macht, nicht als „innerer Rhythmus" zu gelten hätte, sondern als die Reaktion auf rhythmisch wechselnde, von der Außenwelt stammende Bedingungen bewertet werden müßte — gleichviel wie eng oder wie weit man den Begriff Außenwelt faßt. Ein Blick auf die namentlich von Klebs und Volkens[1]) veröffentlichen Arbeiten und die von ihnen mitgeteilten Tatsachen wird von den Beziehungen der hier skizzierten Erklärungsmöglichkeiten zu vielen entwicklungsgeschichtlichen Problemen leicht überzeugen. Dieser Hinweis soll ferner zeigen, daß chemisch-physikalische Erfahrungen der jüngsten Zeit vielleicht geeignet werden können, ältere Auffassungen — wenn auch in veränderter Gestalt — wieder in ihr Recht einzusetzen.

Verschiedene Wege stehen dem Biologen offen, die gegenüber dem autonom-rhythmischen Geschehen in Organismen ihn zu neuen kau-

1) Klebs, G., Ueber die Rhythmik in der Entwicklung der Pflanzen. (Sitzungber. Heidelberger Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., 1911, Abh. 23); Volkens, G., Laubabfall und Lauberneuerung in den Tropen, Berlin 1912; Klebs, G., Ueber die periodischen Erscheinungen tropischer Pflanzen. (Biol. Centralbl., 1912, **32**, 257.)

salen Erklärungsmöglichkeiten führen. Wir haben in der vorliegenden Arbeit nur einen dieser Wege betreten.

Gewiß können wir uns sehr wohl vorstellen, daß durch pulsierende Reaktionen irgendwelcher uns noch unbekannter Stoffe morphologische Phänomene, wie Ring- und Zonenbildungen seitens des wachsenden und sich gestaltenden lebenden Zellenmaterials hervorgerufen werden können, und es ist gewiß nicht als ausgeschlossen zu betrachten, daß auch in den Objekten, die oben zu schildern waren, pulsierende Reaktionen vor sich gehen mögen.

Was mich veranlaßte, allein die von LIESEGANG studierten Diffusionsvorgänge bzw. die durch sie in Gelen hervorgerufenen morphologischen Rhythmen zur kausalen Erklärung der im Organismus wiedergefundenen Strukturen zu verwerten, war die Tatsache, daß die in vitro erzeugten und die vom lebenden Objekte geschaffenen Strukturen selbst in allen Einzelheiten miteinander viel zu deutlich übereinstimmen, als daß ich die Aehnlichkeiten als „zufällig“ und belanglos für die entwicklungsmechanische Betrachtung der vom Leben gelieferten Schichtungsbilder hätte einschätzen können.

Namen- und Sachregister.

Von den in der vorliegenden Arbeit genannten Pflanzen und Tieren sind hier nur die Gattungsnamen aufgenommen worden.

A.

Abuta, Dickenwachstum 57.
Abutilon, Panaschierung 20.
Acanthurus, Streifung 99.
Acer, Gefäße 73 ff.
Acerina, Streifung 98.
Achate, Entstehung 96.
Achatina, Gehäusezeichnung 98.
Achnanthidium, Schalenstruktur 93.
Actinodiscus, Schalenstruktur 94.
Actinomyces, Hexenringe 61, 62, 91, 92.
Actinoptychus, Schalenstruktur 94, 95.
Alectornis, Zeichnung 100.
Alligator, Zeichnung 100.
Aloë, Blattstreifung 22.
Anonaceen, gefächertes Mark 49.
Anorganische Experimente, Allgemeines 102.
Antennarius, Antenne 99.
— Zeichnung 99.
Antheren, Faserzellen 44.
Anthocyan, Verteilung 73.
Anthophysa, Gallertstiel 45.
Araceen, Querstreifung 18, 49, 96.
Arachnoidiscus, Schalenstruktur 93.
Argusianus, Zeichnung 100.
Aristolochia, Kieselsäureablagerungen 84.
Ascidien, Kiemensack 97.
Asplenium, Blatteinschnitte 90.
Asteromphalus, Schalenstruktur 94.
Astur, Zeichnung 100.
Astwinkel der Bäume 88.
Attacus, Flügelzeichnung 98.
Aulacodiscus, Schalenstruktur 94.
Auliscus, Schalenstruktur 94.
Auxanogramme 22.

B.

Bagarius, Zeichnung 99.
Bakterien, Chromatinschrauben 44.
— Schraubenformen 44.
Bastfasern, Zonen 52 ff.
Bastparenchym, Zonenanordnung 52.
Begonia, Blattzeichnung 20.
Begoniaceen, Cystolithen 84.
Berberis, Gefäße 45.
Berührungsspalten der Stärkekörner 82.
Beta, Dickenwachstum 57.
Billbergia, Blattstreifung 19, 22, 23, 46.
Blüten, Zeichnung 49, 73.
Boa, Zeichnung 100.
Borkenbildung 57.
Botia, Zeichnung 99.
Brachirus, Zeichnung 99.
Brahmaea, Flügelzeichnung 97.
Bromeliaceen, Blattstreifung 18, 22, 46.
Buprestiden, Zeichnung 98.

C.

Caccabis, Zeichnung 100.
Calathea, Blattstreifung 20.
Calciumoxalat, Kristalle in Pflanzen 51 ff.
— Kristallisationsbedingungen 51.
— — im Organismus 54.
— Sphärokristalle 78 ff.
Campylodiscus, Schalenstruktur 93.
Canella, Siebröhrenzonen 55.
Caragana, Zonen im Holz 56.
Cassididen, Gehäusezeichnung 98.
Cerambyciden, Zeichnung 98.
Cereus, Gefäße 38, 39.
Chaetodon, Streifung 99.

Chelmo, Streifung 99.
Chroothece, Gallert 84.
Chrysolophus, Zeichnung 100.
Cladophora, Zellteilung 41.
Clarias, Zeichnung 99.
Clusia, Mesophyllzellen 44.
Clytus, Streifung 98.
Cocconeis, Schalenstruktur 93.
Coix, Panachure 16.
Coleopteren, Streifung 98.
Copaifera, Parenchymzonen im Holz 55.
Cossus, Rieselzeichnung 98.
Cottus, Streifung 98.
Craterospermum, Zellteilung 41.
Crotalus, Zeichnung 100.
Crayracion, Zeichnung 99.
Cruciferen, Samen 77.
Cryptanthus, Blattstreifung 46, 47.
Cryptomonas, Gallert 84.
Cucurbita, Gefäße 45.
Cuniculus, Haare 101.
Cuphea, Schleimranken 44.
Cupuliferen, Bastfaserzonen 52.
Curculioniden, Zeichnung 98.
Cyclamen, Blattzeichnung 20.
Cypripedium, Blattstreifung 18.
— Schachbrettzeichnung 48.
Cystolithen, Schichtung 84.
Cystotylen, Schichtung 84.

D.

Desmidiazeen, Membranstruktur 45.
Diatomeen, Schalenstruktur 92 ff.
— Zwischenbänder 95.
Dickenwachstum, abnormes 57.
— exzentrisches 90.
— leistenförmiger Organe 88.
— Meeresalgen 56, 88.
Diffusionsfiguren Martinis 45.
Dilleniaceen, Dickenwachstum 57.
Diodon, Zeichnung 99.
Doliocarpus, Dickenwachstum 57.
Dracaena, gestreifte Blätter 48, 49, 97.
Drachenaugen der Coniferen 16.
Dracontium, Streifung 18.
Druck, Wirkung auf Liesegangsche Ringe 32.
Dynamische Rhythmen 104.

E.

Elaps, Zeichnung 100.
Elastikotropie 32.
Elfentanzplätze s. Hexenringe.
Ephedra, Kristalle in Membranen 84.
Epidermiszellen, Verdickungen 44.
Epinephelus, Zeichnung 99.
Esox, Zeichnung 98.
Eucosmia, Flügelzeichnung 98.
Euglena, Paramylon 83.
Eugleninen, Schraubenstruktur 45.
Eulalia, Panachure 15, 16, 96.
Exzentrische Ringsysteme 65 ff.

F.

Felis, Zeichnung 101.
Ficus, Kristalle 51.
Fische, Antennen 99.
— Augen 99.
— Schuppen 99.
— Zeichnung 98 ff.
Flossen, Streifung 98.
Formkatalysatoren 43.
Formspannung 90.
Fritillaria, Schachbrettzeichnung 48.

G.

Gallert, geschichtete 84.
Gasteria, Blattstreifung 22.
Gecinus, Zeichnung 100.
Gefäße, Querwandperforation 44
— Verzweigungen 38, 41.
— Wandverdickungen 37 ff., 45, 72.
Geflammtes Holz 56.
Geformte Sekrete 96, 97.
Gesneraceen, Blütenzeichnung 49.
Globulin, Zonenbildung 43.
Gnomonia, Hexenringe 63.
Guzmania, Blattstreifung 18.

H.

Haare, schraubige 44.
— Wandstruktur 45.
— zonenförmige Anordnung 22, 46 ff.
Halcyon, Zeichnung 100.
Haworthia, Blattstreifung 21, 22, 46.
Helix, Gehäusestreifung 98.
Heteronema, Schraubenstruktur 45.
Hexanematichthys, Zeichnung 99.
Hexenringe bei Pilzen 61, 91 ff.
Hippotigris, Streifung 101.
Histrix, Stacheln 101.
Hoftüpfel 73.
Holzparenchym, Zonenanordnung 54 ff.
Hydrophis, Streifung 100.
Hypocrea, Hexenringe 63.

I.

Insekten, Tracheen 96.
Inulin, Sphärokristalle 78 ff.
Isomorphe Schichtung 79.

J.

Jahresringe, Aetiologie 58 ff.
— Zonen in ihnen 55.
Juncus, Panachure 16.
Juniperus, Bastfaserzonen 52.
— Holzfärbung 58.
— Xylem 58.

K.

Kaempferia, Blattstreifung 20.
Kern, Teilung 76.
Kiemensack, Ascidien 97.
Kieselsäure, geschichtete Ablagerungen in Pflanzenzellen 84.
Knochen, Zonenbildung 96.
Konidien in Hexenringen 61 ff.
Koniferen, Drachenaugen 16.
— Pigmentierung und Zonenbildung im Holz 57.
— Weißspitzigkeit der Nadeln 18.
Korkmeristeme, Anordnung 57.
Kristalle, Ficus 51.
— Größe 50, 51.
— in Membranen 84.
— Punica 51 ff.
— Schichtung 79.
— schraubige 45.
— spiralige 45.
— Wachstum 88, s. auch Calciumoxalat.
Kristallisationszonen 12 ff., 35 ff., 70.

L.

Labiaten, Blütenzeichnung 49.
Larentia, Flügelzeichnung 98.
Lebermoose, Elateren 44.
Leiocassis, Zeichnung 99.
Lianen, Dickenwachstum 56, 57.
Liesegangsche Ringe, Anastomosen 27 ff.
— — Brechungen 26 ff.
— — Dauerpräparate 10.
— — doppelte 25.
— — Erklärung 2 ff.
— — Erzeugung 1 ff.
— — exzentrische 65 ff.
— — Fremdkörperwirkung 29 ff.
— — Luftblasenwirkung 31 ff.
— — in flüssigen Medien 64.
Liesegangsche Ringe, Polarität 5 ff.
— — Radspeichenstellung 40.
— — schraubige 37 ff.
— — Spiralen 29.
— — Zickzacklinien 26 ff.
— — Zwischenlinien 6 ff.
Loranthaceen, Kieselsäureablagerungen 84.
Lucioperca, Streifung 98.

M.

Magnolia, Magnoliaceen, gefächertes Mark 49, 50.
Mark, Fächerung 49, 50.
Markstrahlgewebe, Beteiligung an der Zonenbildung 54.
Markstrahlzellen, Wandstruktur 45.
— Wandverdickungen 44.
Meeresalgen, Dickenwachstum 56, 88.
Melanthalia, Dickenwachstum 88.
Membran, Desmidiazeen 45.
— Diatomeen 92 ff.
— Gallertbildung 84.
— Kristalleinlagerungen 84.
— Schichtung 84.
— Schleimbildung 84.
Menispermaceen, Dickenwachstum 57.
Menura, Zeichnung 100.
Miscanthus, Panachure 15, 16.
Mitriden, Gehäusezeichnung 98.
Monokotyledonen, Zebrapanaschierung 19, 20.
Morphästhesie 89.
Morphostatische Oberflächenspannung 90.
Mühlenbeckia, Dickenwachstum 88.
Muskelfasern, gestreifte 96.
Myelinformen 45.
Myrmecobius, Streifung 101.
Myxomyzeten, Capillitium 44.
Myzelfäden, schraubige 44.

N.

Natriumphosphat, Kristallisationszonen 12 ff., 35 ff., 70.
Navicula, Schalenstruktur 93.
Necrophorus, Streifung 98.
Nepenthes, Spiralzellen 44.
Nervatur, Beziehung zur Zonenbildung 19.
Netzgefäße 37 ff., 45.
Nyctea, Zeichnung 100.

O.

Oberflächenspannungen 90.
Ocelli der Schmetterlinge 98.

Oculus draconis, Coniferen 16.
Odontoglossum, Perigonstreifungen 49.
Oncidium, Perigonstreifung 18.
Ophisurus, Zeichnung 99.
Orchideen, gestreifte Blätter 47 ff.
— Velamen 44.
— Perigonstreifung 18, 49.
Ostracion, Zeichnung 99.
Ostrya, Kristalle 54.

P.

Panaschierte Pflanzenorgane 15 ff.
Panicum, Panaschierung 47.
Papaper, Papaveraceen, Samen 76.
Paphiopedilum, gestreifte Blätter 47.
Papilio, Flügelzeichnung 97.
Paramylonkörner, Schichtung 82 ff.
Passiflora, Koronafäden 18.
Pavo, Zeichnung 100.
Peranema, Schraubenstruktur 45.
Perdrix, Zeichnung 100.
Peridineen, Vakuolen 105.
Perigon, Streifung 18, 48, 49.
Perlmutter, Zonen 96.
Phalaenopsis, Perigonstreifung 18.
Phaseolus, Samen 71.
Phasianiden, Gefieder 100.
Phasianus, Zeichnung 100.
Philomachus, Zeichnung 100.
Phloëm, Zonenbildung 50 ff.
Phyllocactus, Sphärokristalle 79.
Phyllokladien, Dickenwachstum 88.
Physania, Flügelzeichnung 98.
Picea, Weißspitzigkeit 18.
Pinus, Drachenaugen 16 ff.
Plasma, strömendes 105.
Platophrys, Zeichnung 99.
Pleuronectes, Zeichnung 98.
Polarität an Gelatinezonen 5 ff.
— an vegetabilischen Zonen 46, 65.
— zoologische Objekte 98.
Polychäten, Borsten 97.
Polyporeen, Zonen 64.
Polyzentrische Diffusionsfelder 66 ff.
Pringsheim-Phänomen 9 f.
Protoplasma, Strömung 44.
Protozoen, Schraubenstruktur 45.
Psaronius, Spiralstruktur 58.
Pterocarpus, Parenchymzonen im Holz 55.
Pulsierende Reaktionen 104.
Punica, Kristalle 51 ff., 55.
Python, Zeichnung 100.

Q.

Quecksilberoxydulchromat, schraubige Gehäuse 46.
Quercus, Borke 57.
— Dickenwachstum 85 ff.
— Zonen im Holz 54.
Quillaja, Bastfaserzonen 52 ff.
— Steinzellen 54.

R.

Regalecus, Zeichnung 98.
Reptilien, Streifung 100.
Rhamnus, Bastfaserzonen 55.
Rhenanthera, Perigonstreifung 18.
Rieselzeichnung der Schmetterlinge 98.
Ringelborke 57.
Ringgefäße 37 ff., 45.
Ringporige Hölzer 55.
Rosaceen, Bastfaserzonen 52.
Rotalgen, Dickenwachstum 88.

S.

Salmo, Streifung 98.
Samen, Schleimepidermis 84.
— Skulptur 77.
— Zeichnung 71.
Sanseviera, Blattstreifung 18.
Saturnia, Flügelzeichnung 98.
Säugetiere, Fellzeichnung 101.
— Haare 10.1
Schachbrettzeichnung 48.
Schaumstrukturen 73 ff., 95.
Schmetterlinge, Flügelzeichnung 20, 97.
Schnecken, Gehäusezeichnung 98.
Schraubengefäße 37 ff., 45.
Schraubenstrukturen in Pflanzenzellen 44 ff.
Schrittwachstum der Zellen 105.
Schuettia, Schalenstruktur 93.
Schuppen der Fische, Zonenbildung 99.
Schuppenborke 57.
Scomber, Streifung 98.
Scrophulariaceen, Blüten, Zeichnung 49.
Sekretion, „innere“ 43.
Sektoriale Panaschierung 47.
Sektormutation 91.
Selbstdifferenzierung in Gelplatten 14.
Sempervivum, Kristalle in Membranen 84.
Serum, Zonenbildung 42.
Sesia, Fühler 98.
Siebröhren, Membranleisten 44.
— Zonenanordnung 52, 55.
Silurus, Zeichnung 98.

Sinapis, Schleimzellen 84.
Sklerenchymfasern, Schichtung der Membranen 84.
Sklerotien in Ringen 63.
Solanum, Stärke 82.
Solium, Schalenstruktur 94.
Spermatozoen, Wimperreihen 44.
Spermien, Spiralfasern 96.
Sphärokristalle, Schichtung 77 ff.
Sphagnum, Wasserspeicherzellen 44.
Spiralen in Coniferenholz 57, 58.
— in Lianen 57.
— in Staarsteinen 58.
Spiralfasern, Tracheen der Insekten 96.
— Spermien 96.
Spirillum, Spirochäte, Schraubenform 44.
Spirogyra, Chromatosporen 41.
— Zellteilung 41, 42.
Spirotaenia, Chromatophoren 41.
Sporen, Exine 77.
Sprungfiguren 46.
— polyzentrische 90.
Staarsteine, Spiralstruktur 58.
Stärkekörner, Berührungsspalten 81 ff.
— Schichtung 80 ff.
— zusammengesetzte 81 ff.
Steinzellen, Membranschichtungen 84.
Stereïden, Wandstruktur 45.
Sthenelois, Borsten 97.
Stromata in Ringen 63.
Sukzessive Gefäßbündelringe 57.
Surirella, Schalenstruktur 93.

T.

Tagesringe der Pilze 61, 80.
Ternströmiaceen, gefächertes Mark 49.
Tetrax, Zeichnung 100.
Thuja, Bastfaserzonen 52.
Thylacinus, Streifung 101.
Tigroide Diffusionsbilder 28.
Tigroide Zeichnung bei Tieren 98, 99.
Tilia, Bastfaserzonen 52.
Torpedo, Streifung 98.
Torus der Tüpfel 73.
Tracheen der Insekten 96.
Tracheïden s. Gefäße.
Tradescantia, Panaschierung 47.
Treppengefäße 39.
Triceratium, Schalenstruktur 94.
Trichome, siehe Haare.
Trinatiumphosphat 70.
Trochiden, Gehäusezeichnung 98.
Trutta, Zeichnung 98, 99.
Tüpfel, Korrespondenz 43 ff.
Tüpfelgefäße 38, 45, 72.

U.

Udotea, Zonen 64.
Ulex, Zonen im Holz 56.
Ulmus, Zonen im Holz 55, 56.
Umbelliferen, Netzzellen 44.
Urania, Flügelzeichnung 97.
Urinator, Zeichnung 100.

V.

Vacciniaceen, Epidermiszellen 44.
Vakuolen, pulsierende 105.
Velamen, Orchideen 44.
Verarmungszonen in polyzentrischen Diffusionsarealen 66 ff.
Verwachsung von Baumstämmen 87.
Vipera, Zeichnung 100.
Vitaceen, Bastfaserzonen 52.
— Borke 57.
Vitis, Gefäße 45.
Vögel, Zeichnung 100.
Volutiden, Gehäusezeichnung 98.
Vriesea, Blattstreifung 18, 19.

W.

Wurzeln, Dickenwachstum 87.
— Rindenzonen 52.
— Velamen 44.

XYZ.

Xylem, Spiralstruktur 58.
— Zonenbildung 50, 54 ff.
Zebra, Zebroide, Streifung 101.
Zebrapanaschierung 15 ff.
Zellteilung 76.
Zoarces, Streifung 98.
Zwischenbänder, Diatomeen 95.
Zwischenlinien bei Gelatineversuchen 6 ff.
— Vogelfedern 100.

112

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 4257

Bo K
212543
Author Küster, Ernst
Title [Über] Zonenbildung in kolloidalen Medien.
University of Toronto Library
DO NOT REMOVE THE CARD FROM THIS POCKET
Acme Library Card Pocket
Under Pat "Ref. Index File"
Made by LIBRARY BUREAU